

Pro gradu -tutkielma  
Maantiede  
Luonnonmaantiede

## LÄMPÖTILOJEN ÄÄRIARVOJEN MERKITYS KASVILLISUUDEN MALLINNUKSESSA

Saara Käkelä

2013

Ohjaajat:

Miska Luoto ja Juha Aalto

HELSINGIN YLIOPISTO  
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN LAITOS  
MAANTIETEEN OSASTO

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)  
00014 Helsingin yliopisto

HELSINGIN YLIOPISTO – HELSINGFORS UNIVERSITET – UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion – Faculty/Section <b>Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta</b>		Laitos – Institution – Department <b>Geotieteiden ja maantieteen laitos</b>	
Tekijä – Författare – Author <b>Saara Marjut Käkelä</b>			
Työn nimi – Arbetets titel – Title <b>Lämpötilojen ääriarvojen merkitys kasvillisuuden mallinnuksessa</b>			
Oppiaine – Läroämne – Subject <b>Maantiede (luonnonmaantiede)</b>			
Työn laji – Arbetets art – Level <b>Pro gradu –tutkielma</b>	Aika – Datum – Month and year <b>Marraskuu 2013</b>	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages <b>76 s.</b>	
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Ilmastomuutoksen myötä ääriämpötilat tulevat yleistymään, mikä tulee vaikuttamaan kasvilajien levinneisyysalueisiin tulevaisuudessa. Useat ilmaston ja kasvilajien levinneisyyden suhdetta tarkastelevat tutkimukset käyttävät ilmastomuuttujien kuukausittaisia keskiarvoja. Lisäämällä lämpötilojen ääriarvot levinneisyysmalliin, voidaan syventää ymmärrystä ilmaston vaihtelevuuden ja sään ääri-ilmiöiden biologisista vaikutuksista. Tutkielman tavoitteena on muodostaa bioklimaattisia muuttujia sisältävän ilmastomallin avulla levinneisyysmalli arktis-alpiinisille ja boreaalisille putkilokasveille. Mallin avulla selvitetään ovatko lajien levinneisyysalueet riippuvaisia lämpötilojen ääriarvoista ja mikä on kunkin ilmastomuuttujan merkitys lajiryhmän levinneisyyskuvassa.</p> <p>Tutkimusalueena on subarktisessa ilmastovyöhykkeessä sijaitseva, noin 26 000 neliökilometrin laajuinen alue Suomen Lapin Käsivarressa. Ilmastomalli tuotetaan 61, aluetta laajasti ympäröivän sääseman vuosien 1971–2000 havaintojen pohjalta. Ilmastomuuttujat ennustetaan GAM-mallilla tutkimusalueelle maantieteellisten muuttujien perusteella, jotka ovat sijainti, korkeus, etäisyys merestä, järvisyys ja soisuus. Kasvilajiaineisto on kerätty yhteensä 1182 havaintoruudusta, kukin laajuudeltaan 1x1 km. Levinneisyyden mallinnuksessa testataan kolmea eri mallinnusmenetelmää (GLM, GAM, GBM), koska eri tilastolliset menetelmät voivat tuottaa erilaisia ennusteita. Kasvilajien levinneisyysmalli muodostetaan ensin kolmen perusmuuttujan avulla, jotka kuvaavat yleisesti kasvilajeille tärkeitä lämpö- ja kosteusolosuhteita. Ne ovat kylmimmän kuukauden lämpötila, vesitase ja kasvukauden tehoisan lämpötilan summa. Perusmallin ohella muodostetaan täysmalli, jossa on edellisten lisäksi mukana lämpötilan absoluuttiset ääriarvot (minimi ja maksimi). Mallien suorituskykyä testataan AUC- ja TSS-arvojen avulla.</p> <p>Perusmalliin lisättävät ääriämpötilamuuttujat pystyttiin muiden ilmastomuuttujien ohella ennustamaan alueelle hyvin tarkasti GAM-mallilla, joten lähtökohta ekologiselle tutkimukselle kahden eri ilmastomallin avulla on hyvä. Perus- ja täysmallin tuloksia vertailemalla saadaan selville, että ääriämpötilojen lisääminen perusmuuttujien malliin todella parantaa sekä arktis-alpiinisten (AUC: + 0,004) että boreaalisten (AUC: + 0,007) putkilokasvilajien esiintyvyyden ennustetta subarktisella tutkimusalueella. Mallin parannus oli pieni, mutta tilastollisesti erittäin merkitsevä. Täysmallissa muuttujien suhteelliset merkitykset mallissa ja vaikutukset esiintymisen todennäköisyyteen vaihtelevat lajiryhmien kesken. Arktis-alpiinisille lajeille erittäin tärkeä muuttuja on vuoden kylmimmän kuukauden keskilämpötila, johon lajiryhmällä on positiivinen suhde eli esiintymistodennäköisyys kasvaa lämpötilan noustessa. Seuraavaksi tärkeimpinä muuttujina tulevat vesitase (positiivinen) ja absoluuttinen lämpötilaminimi (negatiivinen). Boreaalilla lajeilla muuttujien suhteelliset merkitykset muuttujien välillä ovat jakautuneet arktis-alpiinista lajiryhmää tasaisemmin. Tärkein lajiryhmän levinneisyyttä selittävä tekijä on kasvukauden tehoisan lämpötilan summa (positiivinen). Toisena ja kolmantena muuttujana tovat vesitase (negatiivinen) ja absoluuttinen lämpötilamaksimi (positiivinen).</p> <p>Ääriämpötilamuuttujien suhteelliset merkitykset mallissa jakautuvat päinvastaisesti lajiryhmien kesken. Boreaalisten lajien esiintymisen positiivinen suhde kesälämpötiloihin vahvistaa aiempien tutkimuksien tuloksia, joiden mukaan ilmaston lämpenemisen ja erityisesti kesälämpötilojen nousu johtaa ylempien korkeusvyöhykkeiden ja tundra-alueiden niin sanottuun vihertymiseen tulevaisuudessa. Tuloksien perusteella voidaan todeta, että ilmastomuutoksen seurauksena yleistyvillä ääriämpötiloilla on merkitystä subarktisella alueella esiintyvien putkilokasvien levinneisyysalueisiin, ja arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien esiintymisalueet ovat erilaisia suhteessa ilmastomuuttujiin. Tulokset auttavat muun muassa suojelualueiden suunnittelussa ja ilmastomuutoksen vaikutuksien tutkimuksissa.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <b>Putkilokasvit, ääriämpötilat, levinneisyys, GBM.</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited <b>Kumpulan tiedekirjasto</b>			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

HELSINGIN YLIOPISTO – HELSINGFORS UNIVERSITET – UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion – Faculty/Section Faculty of Science		Laitos – Institution – Department Department of Geosciences and Geography
Tekijä – Författare – Author Saara Marjut Käkälä		
Työn nimi – Arbetets titel – Title Effects of temperature extremes on modeling of plant species distribution		
Oppiaine – Läroämne – Subject Geography (physical geography)		
Työn laji – Arbetets art – Level Master's thesis	Aika – Datum – Month and year November 2013	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 76
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Due to global climate change there will be an increase in frequency of extreme temperatures. That will have an effect to species distribution regions. By adding extreme temperatures on a species distribution model based on the basic climatological variables we could improve the understanding of biological effect of climatic variability and extremes. The aim of this study is to develop a species distribution model for arctic-alpine and boreal vascular plant species and examine does the extremes improve predictions. The other question is, does vascular plant species from two different biogeographical distributions responds similarly to bioclimatic variables?</p> <p>A study area (26 000 square kilometre) is located in Northwestern Finland and it belongs to subarctic climate regime. A climate model is produced from the data of 61 climate stations from 1971–2000. Modeling was done with generalized additive model (GAM) by using geographical variables as explanatories (geographical location, elevation, the effect of the Arctic Ocean, lake and mire cover). Total sample of vascular plant species was 1182 of 1x1 km grids. The distribution model was done with three different statistical techniques (GLM, GAM, GBM). First a simple model was modeled with three baseline variables (a temperature of the coldest month, water balance, growing degree days) and then the extreme temperatures were added to compose a full model. The predictive power of the models was tested by calculating the area under the curve of a receiver operating characteristic plot (AUC) and the true skill statistic (TSS) for both models.</p> <p>Incorporating the extreme temperatures into the distribution model significantly improved the accuracy of distribution model of the both plant groups. The improvement was small but statistically significant. The relative importance of each predictor variable and the response of each bioclimatic variable to occurrence of species varied between the plant groups. The most significant explanatory variable to explain the arctic-alpine plant distribution is the temperature of the coldest month. The probability of occurrence increase with that variable as well as with water balance which is the second. The third significant variable is mean annual absolute minimum temperature (a negative response). For the boreal species the relative importance of climatic variables is more evenly distributed between predictor variables in the full model. The growing degree day is the most important variable (positive). Water balance (negative) and mean annual absolute maximum temperature (positive) have almost an equal variable importance.</p> <p>The main finding of the study is that the inclusion of extreme temperatures into distribution models of vascular plant species will improve occurrence predictions at the high-latitude study site. Secondly, arctic-alpine and boreal plant species have opposite responses on climate variables that have been used. The results could be solved in the planning of conservation areas and the climate change impact analyses.</p>		
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Species distribution models, vascular plant species, extreme temperatures, general boosted models		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Kumpula campus library		
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information		

# Sisällys

1. Johdanto .....	1
1.1 Tutkimuskysymykset .....	3
2. Bioklimatologia .....	4
2.1 Bioklimaattisten mallien käyttö lajien levinneisyyden ennustamisessa .....	4
2.2 Kasvilajien käyttäytyminen ilmaston muuttuessa .....	5
3. Tutkimusalue .....	7
3.1 Sijainti .....	7
3.2 Kallioperä ja topografia .....	7
3.3 Ilmasto .....	8
3.4 Kasvillisuus .....	8
4. Aineistot ja menetelmät .....	11
4.1 Tilastollinen mallinnus .....	11
4.1.1 Ennustava elinympäristömallinnus .....	11
4.1.2 Yleistetyt lineaariset (GLM) ja additiiviset mallit (GAM) .....	13
4.1.3 Yleinen regressiopuumenetelmä (GBM) .....	14
4.2 Havaintoaineisto .....	15
4.2.1 Ilmastoaineisto .....	15
4.2.2 Kasvilajiaineisto .....	17
4.3 Mallinnusaineisto .....	18
4.3.1 Ilmasto selittävät maantieteelliset muuttujat .....	18
4.3.2 Kasvilajien levinneisyyttä selittävät ilmastomuuttujat .....	21
4.4 Mallien ennustuskyvyn testaus .....	24
4.4.1 Mallien kalibraatio ja evaluointi .....	24
4.4.2 AUC ja TSS .....	25
4.5 Kasvilajien levinneisyyden mallinnus .....	27

4.6 Ilmastomalli .....	29
5. Tulokset .....	31
5.1 Kasvilajien levinneisyys ja mallien ennustuskky .....	31
5.2 Ilmastomuuttujien suhteelliset merkitykset.....	33
5.3 Kasvilajien vasteet ilmastomuuttujille .....	35
5.3.1 Esimerkkilajit .....	37
5.4 Lajirunsauden ennuste.....	39
5.5 Prevalenssin ja mallin ennustuskvyn vlinen suhde .....	42
6. Tulosten tarkastelu .....	44
6.1 Kasvilajien levinneisyysmallin toteutuminen.....	44
6.1.1 Muuttujien suhteellinen merkitys .....	44
6.2 Lajiryhmien ja lajirunsauden vasteet ilmastomuuttujien suhteen.....	45
6.3 AUC-arvojen ja prevalenssin suhde.....	48
6.4 Tulosten luotettavuus ja metodologiset kysymykset .....	51
6.4.1 Ilmastomalli.....	51
6.4.2 Kasvilajien levinneisyysmalli .....	52
7. Johtopaatokset .....	53
8. Kiitokset.....	57
9. Kirjallisuus .....	58
Liitteet.....	71

## 1. Johdanto

Globaalissa mittakaavassa kasvilajien levinneisyysalueita on määritelty ilmastoparametrien avulla onnistuneesti. Samaa on tehty mannertasolla ympäri maailmaa, myös Euroopassa (mm. Sykes et al. 1996; Thuiller et al. 2004) ja Fennoskandiassa (Sætersdal et al. 1998) sekä valtiotasolla (Zimmermann & Kienast 1999; Pearson et al. 2002; Zimmermann et al. 2009). Vallitseva käsitys onkin, että maanpäällisessä ympäristössä pelkkien ilmastomuuttujien avulla on mahdollista määrittää lajien levinneisyyttä ja runsautta laajan mittakaavan tarkastelussa (Kreft & Jetz 2007). Pienemmän mittakaavan tarkastelussa ennustukseen tarvitaan mukaan tieto hajanaisesti jakautuneista resurssimuuttujista, kuten maanpeitteen ominaisuuksista ja sopivien biotooppien esiintymisestä, joita mikrotopografia ohjailee (Thuiller et al. 2004; Guisan & Thuiller 2005).

Holdridge (1947) ja Box (1981) ovat tutkimuksissaan luoneet perustan ilmaston kontrolloiman kasvillisuuden levinneisyyskuvioiden ymmärtämiseen (Woodward 1987). Heidän mukaansa kasvillisuustyyppien ja kahden tärkeimmän ilmastomuuttujan, lämpötilan ja vesitaseen välillä vallitsee vahva korrelaatio. Myöhemmissäkin tutkimuksissa on osoitettu, että boreaalisten kasvilajien alueellinen monimuotoisuus on selitettävissä pääasiassa ilmastomuuttujilla, suotuisilla lämpötiloilla ja kosteusolosuhteilla (Parviainen et al. 2008).

Ilmastonmuutos vaikuttaa Pohjois-Euroopassa eniten siten, että talvet lämpenevät ja vuotuinen sadanta kasvaa (Christensen et al. 2007). Erityisesti talven alhaisimmat lämpötilat kohoavat enemmän kuin keskilämpötilat. Tämän seurauksena etenkin talviaikaiset lämpötilavaihtelut pienenevät sekä vuorokauden sisällä että vuosien välillä. Suuntaus on ollut havaittavissa jo 1900-luvun aikana (Heino et al. 1999, Lee et al. 2000). Ilmastonmuutoksen myötä yleistyvät ääri-ilmiöt voidaan luokitella kahteen luokkaan. Joko ne pohjautuvat yksinkertaisiin tilastollisesti osoitettaviin arvoihin, kuten hyvin alhaiset tai korkeat päivälämpötilat, tai ovat monisyisiä yksittäisiä tapahtumia, kuten myrskyt, kuivuudet ja tulvat (Easterling et al. 2000). Tässä tutkimuksessa tarkastellaan ilmastonmuutosta äärilämpötilojen avulla. Niiden esiintymisessä tapahtuvien muutosten havaitseminen ilmastonmuutostutkimuksessa on myös helpompaa kuin yksittäisten tapauksien (Easterling et al. 2000).

Kasvien osalta tiedetään jo hyvin lämpötilojen ja sademäärien sietokykyrajat (Parmesan et al. 2000: 445). Lajien biologiset vasteet ilmastonmuutokselle tulevat olemaan joko levinneisyysalueiden siirtyminen tai biologisten toimintojen ajoitusten muutos (Parmesan et al. 2000: 443). Kasvit näyttävät pystyvän vastaamaan suhteellisen hyvin nopeaan ilmastonmuutokseen ajoittamalla toimintojaan kohti kylmempää vuodenaikaa. Aina ajoitus ei ole riippuvainen pelkästä lämpötilasta, koska muutokset lajin fenologiassa eli vuodenaikaisrytmissä voivat häiritä muita ekologisia muuttujia (McCarty 2001: 323). Toiseksi kaikki lajit eivät kuitenkaan vaihda levinneisyysaluetta samanaikaisesti, mikä johtaa muutoksiin alueen alkuperäisessä lajirakenteessa ja siten metsän rakenteessa (Parmesan et al. 2000).

Lämpötila on avainasemassa rajoittamassa kasvien levinneisyyttä, kasvua ja lisääntymistä. Muutoin tarvitaan ekologista sopeutumista, jotta siirtyminen uudelle alueelle onnistuu (Walther et al. 2009: 688). Useat aiemmat tutkimukset käyttävät ilmastonmuuttajien vuotuisia tai kuukausittaisia keskiarvoja lajien levinneisyysalueiden selvittämiseen. Ottamalla lämpötilojen ääriarvot mukaan kasvien levinneisyysmalliin, voidaan syventää ymmärrystä ilmaston vaihtelevuuden ja sään ääri-ilmiöiden biologisista vaikutuksista (le Roux & McGeoch 2008). Ääriarvot ovat keskiarvojen ohella keskeisiä tekijöitä, kun tarkastellaan eliöiden kykyä sopeutua nykyisen ilmastonmuutoksen tuomiin muutoksiin levinneisyysalueillaan (Parmesan et al. 2000: 447; Marchand et al. 2006; Zimmermann et al. 2009: 723). Lajien levinneisyysaluetarkastelussa syntyy eroja lajien välille, kun äärilämpötilat sisällytetään malliin, koska toiset lajit ovat herkempiä ilmaston ääri-ilmiöille kuin toiset (Aerts et al. 2006). Lajille optimaalisten lämpötila- ja kosteusolosuhteiden alla ääriarvoilla on hyvin vähän vaikutusta sen esiintymiseen. Tällöin ääriarvot ja ilmastonvaihtelevuus lähinnä täydentävät lajien vastetta keskiarvoille. Sitä vastoin, jos laji elää sietokykynsä rajoilla kosteuden ja lämpötilan suhteen tai muuten levinneisyysalueensa reunoilla, ääri-ilmiöiden vaikutus on suurempi, vaikka niitä esiintyisi vain harvoin (Parmesan et al. 2000: 443; Zimmermann et al. 2009: 723). Esimerkiksi osa tundralajeista ei siedä hyvin korkeita kesä lämpötiloja, mikä aiheuttaa muutoksia kasviyhteisöissä (Marchand et al. 2006). Korkeilla kesä lämpötiloilla on myös epäsuoria vaikutuksia, kuten haihdunnan kasvu ja sen myötä maaperän pintakerroksen kuivuminen.

Lämpötilojen ääriarvot vaikuttavat myös paikallisten nielupopulaatioiden ja sukupuuttoalueiden sijaintiin (Zimmermann et al. 2009: 726). Jotkin kasvilajit ovat vaihtaneet

levinneisyysaluettaan juurikin ilmaston ääriolosuhteiden avulla. Ilmaston muuttuessa alueella nykyään esiintyvät lajit ovat vähitellen heikommin sopeutuneita paikalliseen ympäristöön, mikä johtaa uusien lajien parempaan selviämiseen alueella. Kilpailu elinympäristöstä kasvaa, kun alueelle muodostuu sopivia piirteitä alueella jo oleville lajien lisäksi tulokaslajeille (Walther et al. 2009: 690).

Korkeilla leveysasteilla on tähän mennessä tehty vain vähän mesoskaalan (0,1-1 km) tutkimusta liittyen ääriämpötilojen mallintamiseen ja analysointiin (Aalto 2012b). On suositeltu, että ilmastomuutoksen vaikutuksia bioottisiin tekijöihin tutkittaisiin epäsuorien, kuten eliömaantieteellisten yhteyksien kautta ja ilmastollisten keskiarvojen sijaan ääriarvojen avulla, sillä ne saattavat hallita pohjalla olevia mekanismeja (Easterling et al. 2000). Tarkempaa ymmärrystä bioottisten prosessien ja sään ääri-ilmiöiden välillä tarvitaan, jotta voidaan ennustaa lajien ilmastollista leviämistä tulevaisuudessa (Parmesan et al. 2000).

### **1.1 Tutkimuskysymykset**

Työn tarkoituksena on muodostaa bioklimaatistien muuttujien avulla ennustava elinympäristömalli putkilokasveille ja tarkastella kuinka se toimii boreaalisen ja arktisen kasvillisuuden vaihtumisvyöhykkeessä, pohjoisessa metsänraja-ympäristössä.

Tutkimuksessa pyritään vastaamaan seuraaviin kysymyksiin:

#### **1. Onko kasvilajiston levinneisyys riippuvainen lämpötilojen ääriarvoista?**

Hypoteesi: ääriarvojen lisääminen perusmuuttujamalliin parantaa ilmastopohjaisten kasvilajilevinneisyysmallien ennustekykyä (Zimmermann et al. 2009).

#### **2. Mikä on yksittäisen ilmastomuuttujan merkitys kahden eliömaantieteellisesti erilaisen kasvilajiryhmän levinneisyyskuvassa?**

Hypoteesi: Arktis-alpiinisen ja boreaalisen kasvilajiryhmän levinneisyysalueet määräytyvät eri tavoin suhteessa ilmastomuuttujiin. Kyseisten lajiryhmien tiedetään käyttäytyvän keskenään päinvastaisesti suhteessa maanpinnan prosesseihin (le Roux & Luoto 2013).



## 2. Bioklimatologia

### 2.1 Bioklimaattisten mallien käyttö lajien levinneisyyden ennustamisessa

Yleinen käsitys eliömaantieteessä on, että ilmasto määrittelee lajien luonnolliset levinneisyysalueet (Pearson & Dawson 2003: 361). Samoin ilmastonmuutoksella on osoitettu olevan suuret vaikutukset lajien levinneisyysalueiden muutoksiin (Christensen et al. 2007). Bioklimaattisilla malleilla on pystytty mallintamaan lajien nykyiset levinneisyysalueet tietyillä skaaloilla, vaikkakaan pelkillä ilmastomuuttujilla ennustaessa tulos ei aina täysin vastaa todellisuutta lajienvälisistä interaktioista johtuen leviämiskyvyistä ja evolutiivisista muutoksista (Pearson & Dawson 2003). Lajien nykyisen elinympäristön tilastollisen mallinnuksen keskeisin ekologinen oletus on, että kasvillisuus on tasapainossa tämän hetkisen ympäristön kanssa tai ainakin suurimmaksi osaksi niin, että muutokset tapahtuvat hitaasti suhteessa biotan elinkaaren ikään (Austin 2002: 103).

Viime aikoina yleisin bioklimaattisten lajilevinneisyysmallien sovellus on ollut ilmastonmuutoksen vaikutuksien mallintaminen (Pearson & Dawson 2003; Franklin 2009: 83). Toinen hyvin yleinen sovelluskohde on suojelualueiden suunnittelu (Araújo et al. 2004, 2011). Potentiaalisia ilmastonmuutoksen vaikutuksia biodiversiteettiin voidaan tutkia kahdella eri menetelmällä (Pearson & Dawson 2003: 362). Tavoitteena on lajien ilmastollisen tilan (engl. ”bioclimatic envelope” tai ”climate space”) määrittäminen joko vertaamalla nykyisiä levinneisyysalueita ilmastomuuttujien kanssa (korrelatiivinen tutkimus) tai etsimällä lajien fysiologisia vasteita ilmastonmuutokselle (kokeellinen tutkimus). Ensin mainittu keino olettaa, että paras indikaattori lajin ilmastollisista vaatimuksista on sen nykyinen levinneisyys, joka pohjautuu lajin toteutuneeseen lokeroon (engl. realized niche) (Pearson & Dawson 2003). Korrelatiivisessa menetelmässä lajien levinneisyydelle, kasvillisuustypeille tai biomeille etsitään vasteita ilmastomuuttujista, joilla oletetaan olevan lajeille fysiologista merkitystä (Sætersdal et al. 1998: 112). Kokeellisen tutkimuksen tavoite on määrittellä lajien peruslokerot (engl. fundamental niche) mallintamalla fysiologisesti rajoittavat mekanismit lajin ilmastollisista vaatimuksista (Pearson & Dawson 2003). Tässä lähestymistavassa tehdään joko kokeita mikroilmaston vaikutuksista tietyllä alueella esiintyville lajeille, tai tutkitaan lajien vasteita suhteessa ilmastomuuttujiin kenttäkokein (Sætersdal et al. 1998).

Tässä tutkimuksessa käytössä oleva menetelmä on ensin mainittu korrelatiivinen tutkimusmenetelmä. Sen etuna on, ettei jokaisesta lajista tarvitse tietää fysiologisia yksityis-

kohtia ja menetelmää voidaan helposti soveltaa suurelle lajimäärälle (Pearson & Dawson 2003: 368). Mallin lopputulos on binäärinen eli alueet on luokiteltu kahteen luokkaan: laji joko esiintyy tai ei esiinny (Liu et al. 2010). Vaihtoehtoisesti lopputulos voitaisiin esittää jatkuvana pintana, missä jokaiselle alueelle on annettu todennäköisyysluku lajin esiintymisestä tai sopivuudesta alueelle.

## **2.2 Kasvilajien käyttäytyminen ilmaston muuttuessa**

On arvioitu, että jo 0,7 °C nousu globaalissa keskilämpötilassa vaikuttaa monin tavoin kaikilla mantereilla ja merialueilla (Richardson et al. 2011: 135). Ilmastonmuutoksen seurauksena kasvit tulevat leviämään korkeammalle vuorten rinteitä pitkin (Klanderud & Birks 2003; Walther et al. 2005; Holzinger et al. 2008: 184; Lenoir et al. 2008; Le Roux & McGeoch 2008; Frei et al. 2010: 120; Odland et al. 2010: 463) tai kohti napaa alueita suotuisamman ilmaston perässä (Walther et al. 2005: 1428). Puulajeista erityisesti pohjoisten alkuperäislajien, kuten vaivaiskoivun, levinneisyysalueiden on ennustettu siirtyvän pohjoisemmaksi (Thuiller 2003). Ilmaston lämpenemisen seurauksia voidaan ennustaa ja todeta esimerkiksi korkeusgradientin avulla. Lenoir ja muut (2008: 1770) totesivat puulajeja tutkiessaan, että keskimääräinen nousu vuoren rinnettä ylöspäin oli 29 metriä vuosikymmenessä. Alpiiniset lajit puurajan yläpuolella siirtyivät saman verran. Lämpötilojen lisäksi kosteusolosuhteiden muutoksella on vaikutusta kasvilajien levinneisyysalueisiin korkeus gradientteilla (Crimmins et al. 2011). Toisaalta ilmastonmuutos ei vaikuta kasvilajien levinneisyyskuvioihin yksin vaan yhdessä muiden alueellisten ja globaalien tekijöiden kanssa, joita ovat esimerkiksi alueelliset sadannan vaihtelut, tyyppikerrostumat, maankäytön muutokset, tulokaslajit ja ilmakehän hiilidioksidin kasvu (Lenoir et al. 2008: 1770). Erityisesti paikalliset ja lyhytaikaiset vaihtelut ovat seurausta muista kuin ilmastomuuttujista (Parmesan & Yohe 2003).

Lenoirin ja muiden (2008: 1769) tutkimuksessa alpiinisten tundralajien levinneisyysalueet siirtyivät enemmän kuin lajien, jotka pystyvät elämään monenlaisissa elinolosuhteissa. Tämä tukee käsitystä, että ylempien korkeusvyöhykkeiden kasvilajit ovat muita herkempiä ilmastonmuutokselle. Samaten lajit, joilla on lyhyempi elinkierto eli nopeampi lisääntymisvauhti ja ovat pienempikokoisia täysikasvuisina, vaihtoivat levinneisyysaluetta enemmän kuin elinkierroltaan hitaammat lajit. Esimerkkeinä tällaisista nopeista lajeista ovat ruohokasvit, saniaiset ja sammaleet. Tyypillisesti tundra-alueiden

ilmastonmuutostutkimuksissa kasvillisuuden muutokset ovat maltillisia, vaikka usein tilastollisesti merkitseviä (Wilson & Nilsson 2009). Syynä ovat juuri nämä hitaammat, monivuotiset kasvilajit, joiden levinneisyysalueissa lämpenemisen vaikutukset eivät näy heti. Toisena niin sanottuna ilmastonmuutoksen puskurina tundra-alueilla toimii laidunus (Virtanen et al. 2010: 817). Myös yleinen ilmastonmuutoksen ajallinen ja paikallinen vaihtelevuus saavat aikaan sen, etteivät muutokset välttämättä näy tutkimuksessa käytetyllä aikavälillä.

Tundra-aluetta laajasti käsittelevissä tutkimuksissa on todettu, että kesälämpötilojen nousun seurauksena putkilokasvit, erityisesti pensaikkokasvit, heinät ja ruohot, kasvavat huomattavasti aiempaa korkeammiksi (Walker et al. 2006: 1343; Elmendorf et al. 2012). Samalla ainavihantien varpujen ja ruohojen peittämät alueet lisääntyvät ja sammaleet ja jäkälät vähenevät kuten myös paljaan maan osuus. Lopulta puuvartiset lajit tulevat olemaan yhä yleisempiä ja biodiversiteetti pienenee tundra-alueilla (Dormann & Wood 2002; Tape et al. 2006; Walker et al. 2006; Wilson & Nilsson 2009). Walkerin ja muiden (2006) lyhytaikaisessa tutkimusasetelmassa lämpenemisen seuraukset jäivät pysyviksi heti, kun ne olivat tulleet kerran näkyviksi. Useimmissa tapauksissa lämpeneminen ei vaikuttanut yläarktisilla alueilla (high arctic sites) kovin paljon. Sen sijaan lämpenemisen vaikutukset ovat suurimmat ainavihantien varpujen peittämässä maakeroksessa alpiinisilla sekä ala-arktisilla (tundran eteläosa) alueilla, joissa lämpeneminen johtaa muun muassa latvuskorkeuden kasvuun (Klanderud & Birks 2003; Walker et al. 2006; Wilson & Nilsson 2009). Arktis-alpiiniset lajit ovat herkkiä kilpailulle kun vastassa on korkeampikasvuiset, boreaaliset lajit, jotka hyötyvät lämpötilan noususta ja maaperän ravinteiden kasvusta (Klanderud 2008). Täten hitaasti kasvavat, lyhytvartiset ja kylmään sopeutuneet arktis-alpiiniset lajit voivat kadota paikallisesti, jos boreaalinen laji pääsee levittäytymään korkeammalle tai pohjoisemmaksi (Gottfried et al. 2012).

Paikallisen lajirunsauden ennustetaan laskevan lämpenemisen myötä (Walker et al. 2006; Wilson & Nilson 2009: 1681), mutta alueiden ja kasvilajiryhmien herkkyydessä ilmaston lämpenemistä vastaan on eroja (Elmendorf et al. 2012). Lajit, joiden levinneisyysalueet ovat maantieteellisesti rajoittuneita, kuten polaariset ja vuorten huipuilla elävät lajit, kohtaavat muita lajiryhmiä vakavampia elinalueiden kaventumisia ilmaston lämpenemisen myötä. Jotkin kyseisistä lajeista ovat hävinneet, ensimmäisenä lajiryhmänä (Parmesan 2006: 657).

### 3. Tutkimusalue

#### 3.1 Sijainti

Tutkimusalue kattaa 25 767 km<sup>2</sup> kokoisen alueen Luoteis-Lapista, levittäytyen lähes koko Tunturi-Lapin seutukunnan alueelle (kuva 1). Pohjois-etelä suunnassa alue sijaitsee 66° 60′–69° 18′ N leveyspiirien välillä ja itä-länsi suunnassa 20° 50′–26° 9′ E pituuspiirien välissä.

#### 3.2 Kallioperä ja topografia

Suurin osa tutkimusalueen kallioperästä kuuluu joko karelidisiin liuskeisiin tai orogeenisiin syväkiviin (Simonen 1990). Aivan pohjoisimpaan Käsivarteen ulottuu kaledonisen vuorijonon reunavyöhyke. Lisäksi pohjoisosassa tavataan pohjagneissia.

Geomorfologisen aluejaon mukaan tutkimusalue jakautuu neljään osaan järjestyksessään etelästä pohjoiseen: Länsi-Lapin ylätunturi-, Enontekiön kaira- ja Käsivarren korkeatunturialueeseen sekä pohjoisimpana Käsivarren vuoristoon (Seppälä 1986b: 17-18). Pääosa tutkimusalueesta kuuluu korkokuvaltaan Keski-Lapin laajaan suoalueeseen (Seppälä 1986a). Keskisen Enontekiön kohdalla maisemaa hallitsevat soiden lisäksi, laajat jokilaaksot ja vaarat. Koillisosissa alavimmat maat vaihtuvat 500-600 metriä korkeaan tunturimaastoon, jossa hajallaan olevien tuntureiden välimaastossa on kuivia kankaita ja laajoja soita. Kohti pohjoisinta Käsivartta mentäessä maisemat muuttuvat jylhemmiksi, tunturit ovat tavallista jyrkempiä ja niitä on paljon. Alueella sijaitsevat Suomen korkeimmat tunturit muun muassa Halti (1324 m).

Korkeusgradientti on ilmaston ja topografian ohella yksi neljästä itsenäisestä kasvillisuutta määrittelevästä tekijästä Pohjois-Fennoskandiassa (Oksanen & Virtanen 1995). Tutkimusalueen suhteelliset korkeusvaihtelut ovat Suomen mittakaavassa suuria, 200 ja yli 300 metrin välillä, kun tarkasteluyksikkönä on käytetty perus- ja topografiakartan lehtijakoa (Seppälä 1986a: 1-2). Absoluuttinen korkeus vaihtelee 71 ja 1341 m mpy. välillä. Mediaanikorkeuden ollessa 282 m mpy. (keskiarvo 328 m). Rinteiden kaltevuuden ja reliefien perusteella valtaosa tutkimusalueesta muodostuu laaja-alaisista ja suhteellisen jyrkkärinteisistä kohoumista. Tutkimusalueen aivan itäistä reunaa voidaan pitää korkeussuhteiltaan vaihtelevana ja kumpuilevana maastona.

### 3.3 Ilmasto

Köppenin ilmastoluokituksen mukaan tutkimusalue kuuluu mannermaiseen subarktiin suuriilmastovyöhykkeeseen, jossa kesät ovat viileitä (Peel et al. 2007). Käytännössä puuttomat pohjoiset alueet kuuluvat saman luokituksen kylmään tundrailmastoon (Heikkinen 2005: 193). Alueen ilmastoa luonnehtii sen pohjoinen ulottuvuus ja sijainti Euraasian mantereeseen luoteiskulmassa. Vaikka alue sijaitsee hyvin pohjoisessa, on sen ilmasto lämmin verrattuna muihin saman leveysasteen alueisiin lämpimän Golf-virran ansiosta. Fennoskandian pohjoisimmassa osassa vallitsee polaari-ilmasto, jossa lämpimimmän kuukauden keskilämpötila ei yllä edes 10 °C asti (Tikkanen 2005: 101). Kaudella 1971–2000 koko tutkimusalueen vuotuinen keskilämpötila oli -1,5 °C, sademäärä noin 460 mm/v (406–513 mm/v) vuodessa ja termisen kasvukauden keskimääräinen lämpösumma 820 °Cvrk.

Yleisesti ottaen Pohjois-Fennoskandiassa on kaksi ilmastogradienttia. Pohjois-eteläsuunnassa lämpötila laskee ja kasvukausi lyhenee pohjoiseen mennessä (Heikkinen 2005: 191). Itä-länsi-suunnassa ilmasto vaihtuu mannerilmastosta meri-ilmastoon. Tutkimusalueella ilmaston mantereisuuden ja mereisyyden vaihtelu kulkee luode-kaakko-suunnassa lievästi mereisestä, keskivaiheisen kautta lievästi mantereiseen (kuva 3b) (Ahti et al. 1968). On huomattava, että jako ilmastollisesti mantereisiin ja merellisiin alueisiin on makroilmastollinen jako, vaikka sitä käytetäänkin paikallisilmaston kuvailussa yleisesti (Tuhkanen 1980: 37).

### 3.4 Kasvillisuus

Tutkimusalueen pohjoisosa kuuluu leveysastejaon mukaan hemiarktiseen kasvillisuusvyöhykkeeseen, joka on vaihettumisvyöhyke boreaalisen ja arktisen vyöhykkeen välissä (Oksanen & Virtanen 1995: 44). Alueen eteläosa ja aivan pohjoisin osa kuuluvat pohjoisboreaaliseen vyöhykkeeseen. Vastaavat kasvillisuusvyöhykkeet korkeuden mukaan nimettyinä ovat orohemiarkkinen ja ylempi oroboreaalinen vyöhyke (Heikkinen 2005). Orohemiarktista vyöhykettä kuvaavat lyhyet vaivaiskoivut (*Betula nana*), yksittäiset, siellä täällä sijaitsevat puut, pajupensaat ja yhtenäiset mustikkavarvukot (Virtanen 2003). Tuntureiden laella, puurajan yläpuolella on varsinainen oroarkkinen vyöhyke, joka voidaan jakaa vielä erikseen kolmeen alavyöhykkeeseen korkeuden mukaan (Virtanen 2003: 33). Varsinainen yhtenäinen ja peittävä kasvillisuus jatkuu 850 metrin kor-

keuteen asti, jonka jälkeen kasvillisuudessa alkaa esiintyä aukkoja (Väre & Virtanen 2001). Kasvitonta tai niukkalajista ylintä oroarktista vyöhykettä (yläpaljakkaa) on alueella hyvin vähän (Väre & Virtanen 2001).

Arktinen vyöhyke on napoja lähimpänä oleva kasvillisuusvyöhyke, joka vastaa kylmää ilmastovyöhykettä. Globaalisti suurin osa varsinaisesta arktisesta alueesta on merta vaille maayhteyttä. Arktinen maa-alue on yksi kasvien äärimmäisistä elinympäristöistä (Lee 1999: 313). Aluetta leimaa pitkä yhtenäinen valojakso kasvukaudella ja pitkä yhtenäinen pimeäkausi talvella. Jatkuva jäätyminen ja sulaminen maaperän pinnassa keväällä ja syksyllä johtavat häiriöihin kasvien juurten ympäristössä. Niinpä arktis-alpiininen lajiryhmä suosii boreaalisia enemmän alueita, joissa ilmenee geomorfologisia maanpinnan häiriötekijöitä, kuten fluviaaliprosesseja ja lumenviipymäpaikkoihin liittyviä prosesseja sekä solifluktiota (le Roux & Luoto 2013).

Yhteistä alpiinisille ja arktisille alueille on, että sadanta jakautuu alueelle hyvin epätasaisesti tuulesta ja topografiasta johtuen. Napa-alueilla vuotuinen energiabudjetti on negatiivinen ja lyhyen kasvukauden lämpötilat alhaisia. Puuvartiset kasvit eivät menesty siellä, mikä on yhteinen piirre kaikille tundra-alueille (Billings 1973). Puolet auriongonpaisteajasta kuluu lumen ja maaperän sulamiseen. Vasta tämän jälkeen kasvit voivat jälleen aloittaa kasvun. Energiaa kuluu paljon myös haihdunnan myötä. Ilman ja maaperän lämpötilat pysyvät alhaisina johtuen kylmistä tuulista ja sumusta, joka on seurausta lumen ja jään sulamisesta. Menestyäkseen tundralla kasvien on sopeuduttava lyhyeen, takatalvien häiritsemään kasvukauteen sekä pitkään kylmään talveen ja pimeään aikaan (Hanski et al. 1998: 100). Lisäksi kasvien on sopeuduttava tuuleen, jotta ne eivät murskaantuisi. Tuuli on tundralla huomattava ekologinen tekijä. Se kuivattaa kasvupaikkoja ja paljastaa talvella maan lumesta tuulen puoleisilta sivuilta. Tuulen suojaisiin painaumiin kasautuu kinoksia, jotka sulavat vasta myöhään kesällä (Billings 1973; Hanski et al. 1998). Arktis-alpiiniset lajit suosivatkin kosteita alueita ja ovat sopeutuneet kosteusolosuhteiden vaihteluun (le Roux et al. 2013c).

Ankarissa oloissa kasvit eivät pysty kypsyttämään siemeniä joka vuosi, joten olosuhteet suosivat pitkäikäisten kasvilajien evoluutiota. Näin tundralla ovat sopeutuneet parhaiten monivuotiset ruohovartiset kasvit ja varvut. Monet ruohovartiset lajit säästävät edellisen kesän lehtiä, sarat ja heinät lehtien vihreitä tyviosia. Tällä tavalla kasvit saavat elintointonsa nopeasti käyntiin seuraavana keväänä. Osa kukkivista kasveista valmistaa

seuraavan kasvukauden kukat kuluvalle kaudella, näin kukinta pääsee heti käyntiin seuraavana kasvukautena sään salliessa (Hanski et al. 1998; Lee 1999: 315). Sen seurauksena lisääntymismenestys voi olla tundralajeilla riippuvainen kahden eri kasvukauden olosuhteista.

Tundra-alueen kasvillisuus ja ympäristö ovat hyvin heterogeenisiä. Energiatasapaino ja sadanta vaihtelevat paikallisesti ja mikroilmasto on moninainen. Heterogeenisyys ei ole jakautunut spatiaalisesti tasaisesti, koska siihen vaikuttavat useat eri ympäristömuuttujat, kuten topografia ja sen yhdysvaikutukset ilmastoon sekä maanpinnan prosessien välillä (Greenland & Losleben 2001: 17; Virtanen et al. 2006: 526). Tundralle on ominaista, että toisiaan lähellä sijaitsevat alueet voivat olla keskenään hyvin samankaltaisia ja toisaalta suuria eroja kasvillisuuden kokoonpanossa voi löytyä lähekkäisiltäkin alueilta (Virtanen et al. 2006: 522). Esimerkiksi alueiden väliset erot kosteusolosuhteissa saatavat vaihdella lyhyen matkan sisällä mesotopografisen gradientin eri kohdissa enemmän kuin leveysasteiden välillä, jos sijainti mesotopografisella gradientilla on sama (Billings 1974: 131; le Roux et al. 2013c). Kaiken kaikkiaan subarktinen tundra on ominaisuuksiltaan yhtenäinen verrattuna lauhkeaan alpiiniseen, saaristomaiseen alueeseen, mikä mahdollistaa alhaisen lämpötilan vaikutuksien selvittämisen lajien ominaispiirteisiin ja diversiteettiin ilman tilarajoituksia (Körner 2007: 573).

Tutkimuksen kohteena olevat putkilokasvit poikkeavat muusta matalasta tundrakasvillisuudesta kyvyssään ottaa vettä ja korkeudenkasvukyvyssään kasvuolosuhteiden ollessa suotuisat (Chapin et al. 1996). Kosteuden ja ravinteiden suhteen suotuisissa kasvuolosuhteissa ne ovat alueella vallitsevaa kasvillisuutta. Putkilokasvit ovat primäärituottajia, joten ympäristömuuttujista koostuvan mallin laatiminen on niille yksinkertaisempaa kuin esimerkiksi eläimille, joilla on useita ravintoketjun tasoja ja taksonomisia ryhmiä (Franklin 2009: 45).

## 4. Aineistot ja menetelmät

### 4.1 Tilastollinen mallinnus

Tutkimuksen tilastolliset analyysit on tehty avoimen lähdekoodin R 2.10.1 -ohjelmalla (R Development Core Team 2011), jolla on mahdollista tehdä tilastollisia analyyseja ohjelmointiympäristössä myös graafisin keinoin.

#### 4.1.1 Ennustava elinympäristömallinnus

Paikkatietoon perustuvilla tilastollisilla malleilla voidaan ennustaa yksittäisten lajien esiintymisen ja biologisten eliöyhteisöjen olemassaolon todennäköisyyttä tai tarkastella lajirunsautta suhteessa tietyn alueen ympäristötekijöihin, esimerkiksi ilmastotekijöihin (Kerr et al. 2011: 9). Tällaisista malleista käytetään monia eri nimityksiä, kuten lajien levinneisyysmalli (engl. species distribution model, SDM), bioklimaattinen malli (bioclimatic models), ilmastollinen kirjekuorimalli (climate envelopes), ekolokeromalli (ecological niche models) ja elinympäristömalli (habitat models) (Elith & Leathwick 2009). Ennustava elinympäristömallinnus on kehittynyt ja sen käyttö on kasvanut valtavasti viimeaikoina samalla kun paikkatietojärjestelmät ovat kehittyneet ja lajilevinneisyys- ja tarkan ilmastoaineiston saatavuus on parantunut (Guisan & Zimmermann 2000; Guisan & Thuiller 2005; Christensen et al. 2007).

Nykyään hyvinkin monimutkaisia luonnonjärjestelmiä voidaan käsitellä tilastollisten analyysien avulla, jotka yhä nojautuvat tilastotieteen perusperiaatteeseen: aineiston käyttöön liittyvät epävarmuudet tulee osoittaa ja kuvailla (Hooten 2011: 29). Periaatteen tulee päteä myös käänteisessä mallinnuksessa eli silloin, kun aineiston avulla yritetään selvittää luonnonilmiöiden taustalla vaikuttavia kausaalisia prosesseja. Tulevaisuuden mallintamisessa toimitaan päinvastoin. Silloin malleilla simuloidaan nykyisten havaintojen käyttäytymistä muuttuvissa olosuhteissa.

Ennustava mallinnus voidaan jakaa kolmeen eri osa-alueeseen, joita ovat käsitteellinen malli, datamalli ja tilastollinen malli (Guisan & Zimmermann 2000; Austin 2002: 102). Käsitteellinen malli perustuu ekologiseen tietämykseen ja teorioihin, joista muodostetaan hypoteeseja ja joita testataan tutkimuksessa. Mitä enemmän tietoa ekologisista prosesseista pystytään sisällyttämään malliin, sitä vakaamman ennusteen ja suuremman selityssasteen yhtälö voi saada. Datamalli perustuu päätöksiin aineiston keräämisestä ja



kuinka aineistoa tullaan käsittelemään. Termiä konseptuaalinen malli on käytetty kuvaamaan käsitteellistä ja datamallia yhdessä. Erottamalla teoria aineiston saatavuudesta ja mallin soveltumisesta varmistetaan, ettei teoriaa ole sekoitettu datamallien eroavaisuuksiin. Tilastollinen malli sisältää päätöksen käytettävästä tilastollisesta metodista, virhejakaumasta ja merkitsevyystesteistä sekä kalibraatiosta ja evaluoinnista. Kaikki kolme osa-aluetta ovat vuorovaikutuksessa keskenään ja yhdessä ratkaisevat kuinka hyvä mallista lopulta tulee.

Monet tilastolliset menetelmät vaativat aineistosta vahvoja oletuksia, joiden todentaminen on vaikeaa käytännössä (Hooten 2011: 30). Tyypillisin vaadittava oletus on havaintojen välinen riippumattomuus (McCullagh & Nelder 1989: 15). Kuitenkin monet spatiaaliset ja ajalliset aineistot tai niiden yhdistelmät ovat yksiselitteisesti riippuvaisia spatiaalisen ja temporaalisen autokorrelaation vuoksi. Tämä on suuri haaste toimivien tilastollisten mallien kehittämisessä ja toteutuksessa. Toisaalta edellä mainitun kaltaiset riippuvuudet ovat arvottomia, kun tehdään tieteellisesti tarkoituksenmukaisia ennusteita. Täsmälliset tilastolliset lähestymistavat kertovat ennusteiden luonnollisen epävarmuuden. Tilastolliset menetelmät tarjoavat parhaat estimaatit ja ennusteet käytössä olevasta aineistosta edellyttäen, että ensin on varmistettu estimaattien harhattomuus ja, että varianssi on pieni suhteessa muihin estimaatteihin. Aiemmin on oletettu, että paras malli on parsimonioteoriaan nojautuva yksinkertainen malli, jota voidaan käyttää yleistykseen niin ajassa kuin tilassakin riittävällä tarkkuudella (engl. accuracy) ja varmuudella (precision) (Huettmann & Gottschalk 2011: 190). Toisaalta tasapainoilu yksinkertaisuuden ja monimutkaisuuden sekä abstraktivisuuden ja todellisuuden välillä on usein hankalaa (Elith et al. 2006). Vaihtoehtoisiksi ovat nousseet dynaamiset ja prosessiperusteiset mallit, joihin voidaan liittää biottisia interaktioita, palautusmekanismeja ja sopeutumisia. Mallien ytimenä toimivat edelleenkin yksinkertaiset lineaariset suhteet ja joka tapauksessa hyvän mallin taustalla vaikuttavat aina digitaalisen aineiston hyvä laatu ja sen seikkaperäinen dokumentointi. Toiseksi, parhaat ennusteet saadaan tieteellisesti objektiivisista aiheista ja sovelluksista.

#### 4.1.2 Yleistetyt lineaariset (GLM) ja additiiviset mallit (GAM)

Yleistetyt lineaariset mallit (GLM, generalized linear models) ovat lineaaristen regressiomallien laajennus (Hastie & Tibshirani 1990: 136). Selittävien muuttujien vaikutusten oletetaan olevan parametreiltään lineaarisia. Virhejakaumalta ei edellytetä perinteisen lineaarisen mallin mukaista normaalijakaumaa eikä varianssifunktion ole oltava vakio (McCullagh & Nelder 1989: 16). GLM-malli voidaan kirjoittaa muotoon (Wood & Augustin 2002):

$$g(\mu_i) = \beta_0 + \beta_1 x_{1i} + \beta_2 x_{2i} + \dots + \beta_k x_{ki}$$

,jossa

$g$  = linkkifunktio

$\mu_i$  = määritellään selittävien muuttujien ( $x_{ki}$ ) avulla

$\beta_0$  = estimoitava parametri

$x_{ki}$  = selittävä muuttuja

Yleistetyt additiiviset mallit (GAM, generalized additive models) ovat semiparametrisia laajennuksia GLM-malleista (Hastie & Tibshirani 1990; Guisan et al. 2002: 90). Mallin ainoa merkittävä oletus on, että funktiot ovat additiivisia ja komponentit tasoitettavia. Tasoitusfunktion suuruus valitaan vapausasteiden muodossa. Ylisovittamista tulee välttää. GAM käyttää linkkifunktiota todentamaan vastemuuttujan ja selittävien muuttujien tasoitettujen funktioiden välistä suhdetta.

GAM-mallien vahvuus on, että ne voivat käsitellä hyvin epälineaarisia ja ei-monotonisia suhteita vastemuuttujien ja selittävien muuttujien välillä (Guisan et al. 2002). GAM-mallit ovat enemmän aineistolähtöisiä kuin malliperusteisia, koska aineiston annetaan määrittää vastemuuttujan ja selittävien muuttujien suhde sen sijaan, että vain oletettaisiin sen olevan parametrinen. (semiparametrinen = vastemuuttujan todennäköisyysjakauma tiedetään). Toisin sanoen, tuloksen sovitettavat arvot eivät ole lähtöisin mallista (Yee & Mitchell 1991: 589). GAM-menetelmä sallii aineiston määrittää vastekäyrän muodon. Tällöin aineiston bimodaalisuus ja epäsymmetrisuus tulevat paremmin nähdyksi. Joustavista ominaisuuksista on hyötyä ekologisia kysymyksiä selvitetessä ja lajilevinneisyys malleja luodessa Elith & Leathwick (2009). GAM-malli voidaan kirjoittaa muotoon (Wood & Augustin 2002):

$$g(\mu_i) = \beta_0 + s_1(x_{1i}) + s_2(x_{2i}) + \dots + s_{k_i}(x_{k_i})$$

,jossa

$g$  = linkkifunktio

$\mu_i$  = määritellään selittävien muuttujien ( $x_{ki}$ ) avulla

$\beta_0$  = estimoitava parametri = vakio

$s_1$  = määrittelemätön tasoitusfunktio

$x_{ki}$  = selittävä muuttuja

Hastie & Tibshiranin (1990) mukaan additiivisten mallien ensisijainen tavoite on toimia data-analyttisenä työkaluna, jossa jokainen muuttuja esiintyy erillisenä. Aivan kuten yllä olevasta yhtälöstä nähdään,  $g(\mu_i)$  regressiopinta muodostetaan jokaisen muuttujan summafunktiona, jolloin jokaisella selittävällä muuttujalla on additiivinen vaikutus. Vaikutuksen suuruus voidaan myös selvittää. Muuttujien välinen tulkinta on mahdollista vain, jos interaktioita ei käytetä (Yee & Mitchell 1991: 589).

#### 4.1.3 Yleinen regressiopuumenetelmä (GBM)

Yleinen regressiopuumenetelmä (GBM, general boosting method, tunnetaan myös nimellä boosted regression trees, BRT) on erittäin sovitettava ja joustava epäparametrinen menetelmä. Menetelmä yrittää parantaa yksittäisen mallin suorituskkyä sovittamalla useita malleja yhteen ja yhdistämällä niiden ennustuksia, ja poikkeaa siten huomattavasti perinteisistä regressiomenetelmistä, jotka pyrkivät löytämään yhden niin sanotun parhaan mallin (Elith et al. 2008). GBM-malli soveltaa tekniikkaa sekä tilastollisesta että koneoppisen perinteestä. GBM-malli käyttää kahta eri algoritmia: regressiopuita (decision trees) ja boosting -rakennelmia.

Regressiopuut ovat suosittuja menetelmiä, koska ne esittävät tiedon visuaalisesti ja helposti hahmotettavasti (Elith et al. 2008). Regressiopuut eivät ole herkkiä poikkeaville tai selittävien muuttujien aineistosta puuttuville arvoille. Mallissa otetaan selittävien tekijöiden yhdysvaikutukset automaattisesti huomioon. Regressiopuiden heikkous on, että niillä on vaikeuksia mallintaa tasoitettuja funktioita. Toiseksi puiden rakenne on riippuvainen aineiston otannasta.

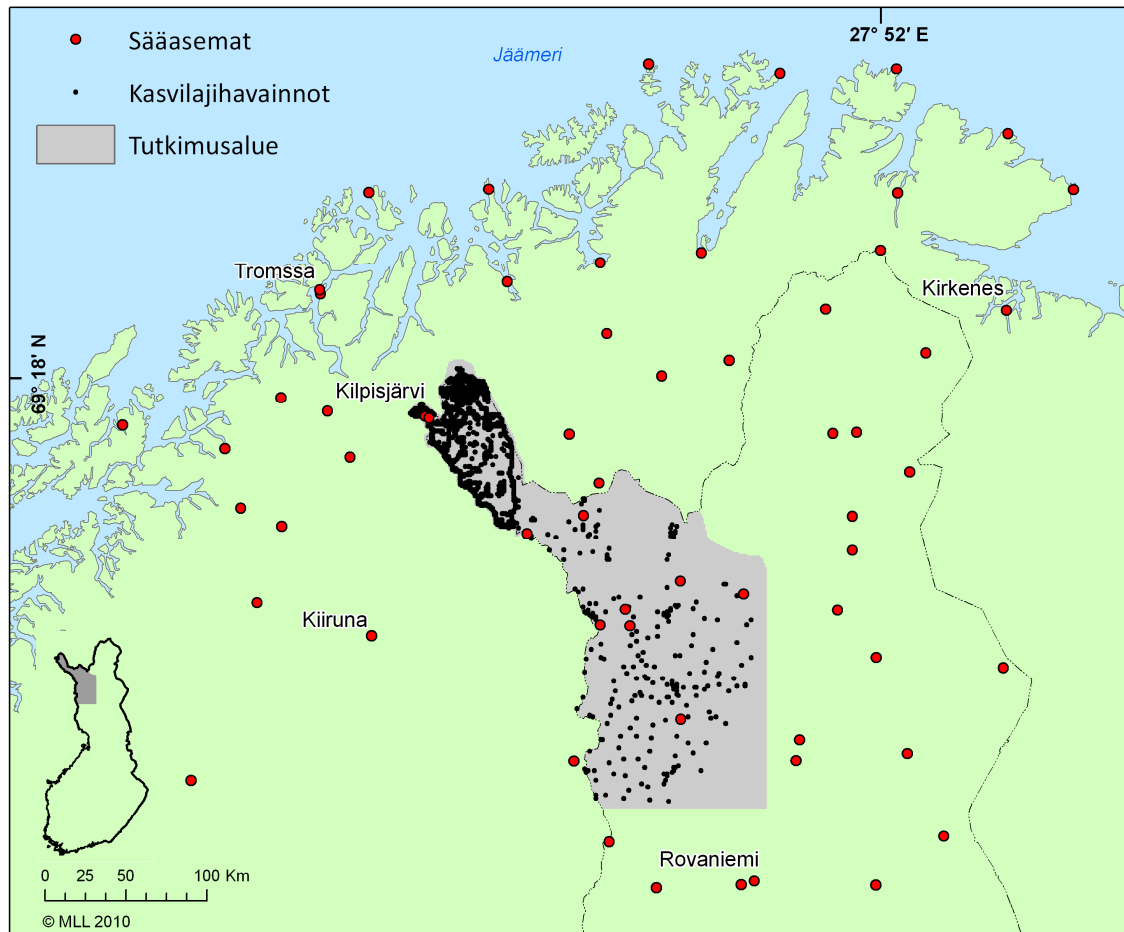
Boosting on numeerinen optimointitekniikka, jota käytetään parantamaan mallin tarkkuutta ja pienimmän mahdollisen häviöfunktion, kuten poikkeaman, tavoitteluun (Elith et al. 2008; Salonen et al. 2012). Regressiipuut sovitetaan toistotekniikalla kalibraatioaineistoon. Tavoitteena on täydentää sellaisten havaintojen ennusteita, joiden mallinnus edellisellä kerralla on onnistunut heikosti tai havainnot ovat puuttuneet alkuperäisestä aineistosta (Ridgeway 1999; Elith et al. 2008). Sovitus tehdään vaiheittain niin, että aiemmin muodostettuja puita ei enää muokata uudelleen. Vain jokaisen havainnon sovitettut arvot estimoidaan uudelleen. Lopullinen malli on lineaarinen yhdistelmä useista puista, joiden lukumäärä vaihtelee sadoista tuhansiin. Puiden enimmäismäärä määräytyy  $lr$  (learning rate)- ja  $tc$  (tree complexity)-termien mukaan (Elith et al. 2008). Ensin mainittu määrittelee kunkin puun osuuden kasvavassa mallissa, ja toinen interaktioiden määrän. Tässä työssä interaktioiden määrä on asetettu kahteen ja  $lr$  0,001. Joidenkin lajien kohdalla  $lr$ -arvo on pienempi.

Joustavuus ylisovittamisen sallivassa mallissa, mahdollistaa aineiston sisäisten suhteiden tarkastelun mikäli ylisovittaminen on hallittua (Elith et al. 2008). Toisin kuin GAM-malli, GBM-malli käsittelee epäjatkuvuuksia tarkasti. Ominaisuus on tärkeä, kun mallinnetaan pienellä osalla tutkimusaluetta esiintyvien lajien levinneisyyttä. Valmista GBM-mallia voidaan tarkastella kuten muitakin yleistettyjä regressiomalleja sillä erotuksella, että itsenäiset muuttujat ovat eteenpäin sovitettuja puita (Elith et al. 2008: 804).

## **4.2 Havaintoaineisto**

### **4.2.1 Ilmastoaineisto**

Havaintoaineisto on koottu 61 sääasemalta ympäri Pohjois-Fennoskandiaa Suomen, Ruotsin ja Norjan sääasemilta ( $16^{\circ} 12' - 31^{\circ} 05' E$  ja  $66^{\circ} 32' - 71^{\circ} 05' N$ ) (kuva 1). Kuu-kausittainen ilmastoaineisto kattaa vuodet 1971–2000. Jokaiselta sääasemalta on kerätty sademäärä (vuorokausimäärien summa), kuukausittaiset keskilämpötilat (keskiarvo vuorokausien keskilämpötiloista) ja keskiarvot vuotuisten absoluuttisten lämpötilojen minimi- ja maksimiarvoista (vuorokausi keskilämpötiloista). Käytössä on myös tiedot sääasemien maantieteellisistä muuttujista: sijainti koordinaatein, korkeus, mereisyys, järvisyys ja soisuus.



**Kuva 1.** Tutkimusalueen sijainti ja havaintoaineiston sijoittuminen. Tutkimuksessa on mukana yhteensä 61 sääasemaa ja 1182 kasvilajihavaintoruutua. Sääasemat sijaitsevat hyvin erilaisissa ympäristöissä; meren läheisyydessä ja sisämaassa, alkaen 3 metriä merenpinnan tason yläpuolelta yltäen 1151 m mpy. asti. Samoin kasvihavainnot on tehty olosuhteiltaan erityyppisistä paikoista, pohjoisessa enemmän maastoon suuremman vaihtelun vuoksi.

Suomen puolella olevien sääasemien ilmastotieto on kerätty Ilmatieteen laitoksen tiedoista. Norjan sääasemien kuukausikeskilämpötilat on laskettu Norwegian Meteorological Institute (2012) tuottamista aineistoista. Ruotsissa sijaitsevien sääasemien kuukausikohtaiset tiedot on haettu SMHI:n (Swedish Meteorological... 2012) aineistosta, poikkeuksena Kiirunan lämpötilatiedot, jotka ovat NOAA:sta (National Oceanic... 2012). Ilmatieteen laitoksen havaintoja lukuun ottamatta, käytetyt aineistot ovat olleet aineiston koostamishetkellä internetissä kaikille avointa tietoa.

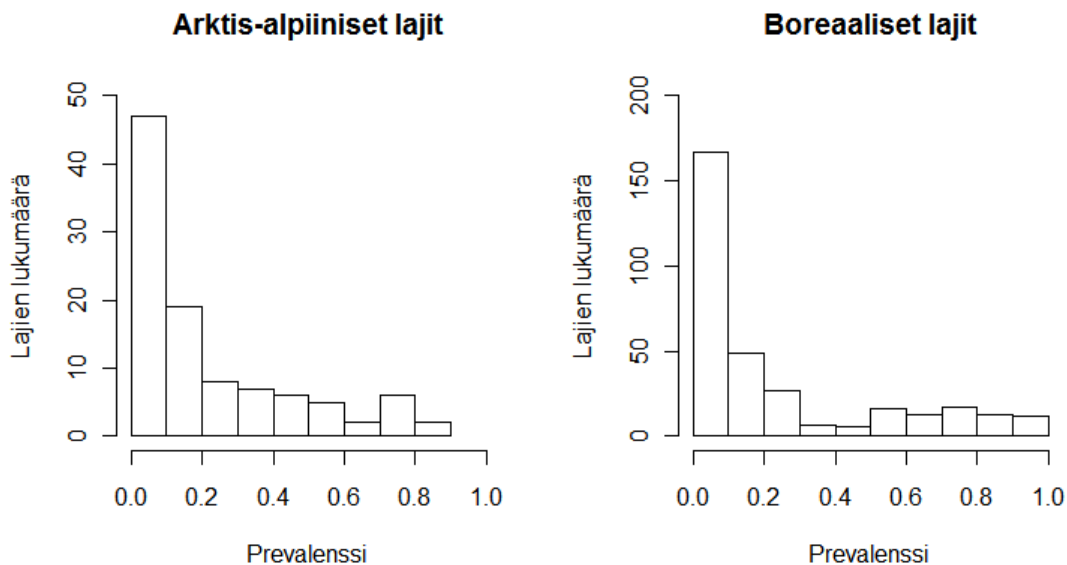
Pitkäaikaisia ilmastoaineistoja tarvitaan, kun määritellään bioottisia (ja abioottisia) prosesseja, joita ilmasto-olosuhteet ohjailevat (Aalto et al. 2012: 1). Useimmiten ilmastoaineiston spatiaalinen kattavuus on heikko, koska sääasemaverkko on harva eivätkä asemat sijaitse säännöllisen välimatkan päässä toisistaan. Kyseistä seikkaa korjaamaan on

kehitetty tilastollisia menetelmiä. Sääasemien ilmastotieto yleistettiin kattamaan koko tutkimusalue 1 neliökilometrin ruutukoossa. Yleistys pohjautui selittäviin maantieteellisiin muuttujiin ja spatiaaliseen autokorrelaatioon (Legendre 1993) eli oletukseen, että toisiaan lähellä olevat paikat ovat samankaltaisempia mitatun ilmiön suhteen kuin kauempana olevat paikat. Havaintoaineisto on koottu ja tarvittavat laskut suoritettu Microsoft Officen Excel -taulukkolaskentaohjelmassa. Ilmastomuuttujia selittävät maantieteelliset tekijät on poimittu kullekin ilmaston havaintoruudulle (eli sääasemalle) ArcMap 10 -ohjelmalla.

#### 4.2.2 Kasvilajiaineisto

Kasvilevinneisyysaineisto (binomiaalinen, 0/1) on kerätty Luoteis-Lapista yhteensä 1182 ruudusta kukin kooltaan 1x1 km (Kasvimuseo 2012). Kuten le Roux ja muut (2013a) tutkimuksessaan, kasvilajit on jaettu kahteen eri luokkaan eliömaantieteellisen levinneisyyden mukaan. Arktis-alpiininen luokka (n=109) edustaa kasvilajeja, joiden päälevinneisyysalue on pohjoisen puurajan yläpuolella tai jotka ovat muuten laajalle levinneitä arktisella tai alpiinisella alueella (Virtanen 2003: 32). Arktis-alpiinista nimitystä voidaan käyttää, kun arktiset ja alpiiniset olosuhteet kohtaavat tundralla (Billings 1973). Boreaaliseen luokkaan (n=327) kuuluvilla kasveilla päälevinneisyysalue on laajempi, usein holarktinen tai subalpiininen. Metsänraja on yleinen arktis-alpiinisen ja boreaalisen lajiston erottava raja (Tuhkanen 1984: 6).

Havaintoruuduista tunnistettiin 429 eri kasvilajia yhteensä 115 882 havainnon verran (engl. occurrence record). Lajia ei otettu tutkimukseen mukaan, jos havaintoja oli vähemmän kuin 15 ruudusta. Enimmillään yhden lajin havaintoja oli 1156 ruudusta (*Vaccinium vitis-idaea*). Niinpä alhaisin prevalenssi eli esiintyvyys on 0,013 ja korkein boreaalisilla lajeilla 0,978 ja arktis-alpiinisilla lajeilla 0,819 (kuva 2, taulukko 1). Keskimäärin havaintoruutuja on 270 kappaletta yhtä lajia kohden (prevalenssi 0,228) median ollessa huomattavasti pienempi, 122 havaintoa (prevalenssi 0,103). Arktis-alpiinisten lajien prevalenssia nostaa otosten keskittyminen alueille, joissa kyseistä lajiryhmää tavataan eniten. Vastaavasti boreaalisten lajien havaintojen lukumäärä suhteessa niiden todelliseen levinneisyysalueeseen on pieni.



**Kuva 2.** Tutkimuksessa mukana olevien kasvilajien prevalenssien jakauma lajiryhmittäin. Arktis-alpiinisia lajeja esiintyy yhteensä 109 eri lajia ja boreaalisia 327. Noin puolet molempien lajiryhmien lajeista esiintyy vain alle kymmenesosalla havaintoruuduista.

**Taulukko 1.** Kasvilajiryhmien prevalenssin tunnusluvut havaintoaineistossa.

Lajiryhmä	Prevalenssin		
	minimi	maksimi	mediaani
Arktis-alpiiniset	0.01	0.82	0.12
Boreaaliset	0.01	0.98	0.09
Kaikki lajit	0.01	0.98	0.103

### 4.3 Mallinnusaineisto

#### 4.3.1 Ilmasto selittävät maantieteelliset muuttujat

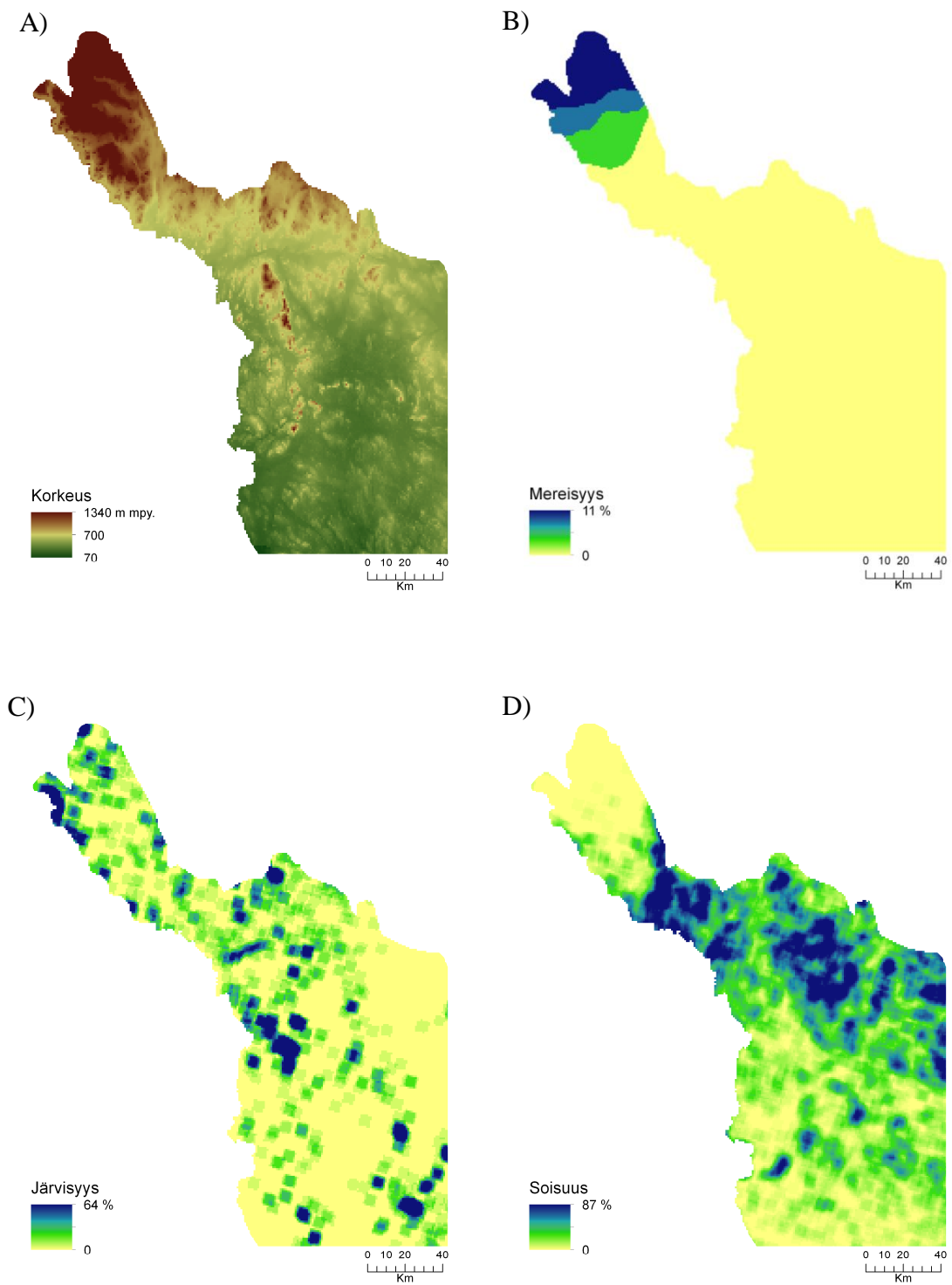
Aiempaan tutkimukseen (Aalto et al. 2012b) nojaten tässä työssä käytettävät, ilmastoa selittävät maantieteelliset muuttujat ovat sijainti, korkeus, mereisyys, järvisyys ja soisuus (kuva 3). Eri metsätyyppien vaikutuksien alueen lämpöoloihin on katsottu olevan hyvin pienet tarkastelun mittakaavalla, joten maanpeitemuuttujat on päätetty rajata pois mallista. Seuraavassa esiteltävät maantieteelliset muuttujat vaikuttavat lajin esiintymiseen fysiologisesti epäsuorasti, mutta yleensä yhdensuuntaisesti kasvien menestymistä säätelevien ympäristötekijöiden kanssa (Mäkipää 2001).

Korkeudella on myös todettu olevan hyvin suuri osuus kylmän ilmanalan lämpötilojen kontrolloinnissa (Scherrer & Körner 2011). Suomen Lapissa tehdyssä ilmastotutkimuksessa mitattiin vuotuisen keskilämpötilan vertikaaliseksi gradientiksi 0,61 °C/100 m. Talvikuukausina korkeus ei ole kovin merkitsevä tekijä lämpötiloja ennustaessa, koska muun muassa inversio sekoittaa lämpötilan normaalia vertikaalista jakautumista ja näin paikalliset gradientit saattavat olla hyvin voimakkaita (Tveito et al. 2000: 12; Autio & Heikkinen 2002: 63; Körner 2007: 571). Sademäärä on riippuvainen korkeuden tuomasta orografisesta vaikutuksesta, jonka seurauksena ilmankosteus tiivistyy ylöspäin mennessä tuulenpuoleisilla rinteillä (Adam et al. 2006: 15).

Merenläheisyys vaikuttaa alueen lämpötila- ja kosteusolosuhteisiin etenkin arktisille rannikoille tyypillisissä tilanteissa, joissa ilman ja veden lämpötilaerot ovat huomattavia (Tuhkanen 1980; Daly 2006). Merenläheisyys tasoittaa vuotuista lämpötilan vaihtelua, minkä johdosta mantereisilla alueilla vuodensisäiset lämpötilaerot ovat suuremmat. Kesäisin (kesä-heinäkuussa) Atlantin valtameri alentaa lämpötiloja (Laaksonen 1976). Talvella, erityisesti tammikuusta helmikuun alkuun, avoin meri tuo vuorostaan lämpöä ja kosteutta ympäristöön nostaen lämpötilaa. Meren vaikutuksen on arvioitu ulottuvan 50–100 kilometrin päähän rannikosta (Daly 2006: 710), joten mereisyysprosentti tutkimusalueelle on laskettu 160 x 160 km kokoisen liikkuvan ikkunan avulla. Tarvittavan maa-meri-maskin resoluutio on 100 x 100 metriä ja se on luotu Corine Land Cover 2006 tietokannasta (European Environment Agency 2012).

Järvisyys (peittävyys-%/km<sup>2</sup>) on tärkeä ottaa malliin mukaan selittäväksi tekijäksi, koska se vaikuttaa paikallisiin lämpötiloihin vesialueiden lämmönjohtokyvyn vuoksi (Aalto et al. 2012b). Keväisin, jäiden lähtöön asti, järvet alentavat runsasjärvien seutujen päivälämpötiloja (Solantie 1976: 17). Suurimmillaan vuorokauden maksimilämpötila ja järvenpinnan lämpötilaero on jäiden lähtiessä (keskimäärin 12 °C). Kesäaikaiset lämpötilaerot alueiden välillä näkyvät selvästi alueiden minimi- ja keskilämpötiloissa, eivät niinkään maksimilämpötiloissa (Vajda & Venäläinen 2003: 1019). Solantien tutkimuksessa (1976: 46) järvet eivät vaikuta päivälämpötiloihin lähes ollenkaan kevättä lukuun ottamatta. Sen sijaan kesällä järvet nostavat yölämpötiloja huomattavasti, mikä johtuu siitä, että järvet nostavat ilman kosteutta ja kohottavat kastepistettä. Kun kastepiste kohoaa, lämpötila nousee ilman tiivistymisestä vapautuvan lämmön seurauksena samalla, kun sumu vähentää ulossäteilyä. Järvet nostavat yölämpötiloja myös touko-, syys- ja lokakuussa, jolloin ero runsas- ja vähäjärvien seutujen välillä on 1 °C. Vajda & Venä-





**Kuva 3.** Ilmastoja selittävien maantieteellisten muuttujien: korkeus (a), mereisyys (b), järvisyys (c) ja soisuus (d), alueellinen jakautuminen tutkimusalueella. Karttojen resoluutio on 1 km<sup>2</sup>.

läinen (2003: 1019) mukaan järvien lämmittävä vaikutus alkaa heinäkuussa jatkuen loka-marraskuuhun asti. Järvillä on suuri merkitys kasvukauden aikaisten hallojen esiintymisen torjumisessa (Mäkipää 2001).

Korkeasta vesitaseesta johtuen soiden osuus pinta-alasta on suhteellisen suuri ja ne ovat maisemallisesti hallitsevia Fennoskandiassa (Pajunen 2005). Ilmaston lisäksi alueen korkokuva on yksi tärkeimmistä tekijöistä, jotka määrittävät soiden sijainnin. Suot ovat harvinaisia tunturialueella (kuva 3d). Ne vaikuttavat ilman lämpötilaan kahdella tavalla. Soiden lämmönsitomiskyky tasoittaa vuorokauden sisäisiä lämpötilaeroja lämpiminä vuodenaikoina. Talvikuukausina taas maaston painanteisiin sijoittuneiden soiden ympärille voi kerääntyä kylmänilmakeskuksia (Pajunen 2005; Aalto 2012b) ja voi syntyä inversiotilanteita (Autio & Heikkinen 2002). Kesällä inversiot ovat huomattavasti heikompia. Järvisyys- ja soisuusprosentit on laskettu 3 kilometrin etäisyydeltä ruudun keskipesteestä, koska niiden vaikutus ulottuu laajemmalle kuin ruutuihin, joissa vesialueet fyysisesti sijaitsevat (Vajda & Venäläinen 2003: 1014). Järvi- ja suoaineisto on Corine Land Cover 2006 tietokannasta.

#### 4.3.2 Kasvilajien levinneisyyttä selittävät ilmastomuuttujat

Lämpötila on suora ympäristömuuttuja, joka vaikuttaa suoraan lajin esiintymiseen fysiologisten mekanismien kautta. Sitä ei voi niin sanotusti kuluttaa loppuun, toisin kuin resurssimuuttujia voi (Sætersdal et al. 1998; Guisan & Zimmermann 2000: 151). Tosin lämpötila vaikuttaa kasveihin myös epäsuorasti maaperän prosessien kautta sekä säädel-  
len ravinteiden ja veden saatavuutta (Lee 1999; Mäkipää 2001). Kun mallin ennustavina parametreina käytetään suoria tai resurssigradien-  
teja, malli on sovitettavissa laajem-  
malle alueelle ja se on vakaa (Guisan & Zimmermann 2000: 152; Austin 2002).

Kolme ensin esitettävää muuttujaa ovat perusjoukko, jota on yleensä käytetty vastaavissa kasvillisuuden levinneisyysmalleissa (Skov & Svenning 2004; Parviainen et al. 2008; Marmion et al. 2009; Araújo et al. 2011). Kyseiset muuttujat kuvastavat hyvin ilmaston pääominaisuuksia; energiaa ja vettä, jotka rajaavat tiukasti kasvilajien levinneisyysalueita, vaikka muut fysikaaliset ominaisuudet saattaisivatkin mahdollistaa lajien esiintymisen laajemmalla alueella (Whittaker et al. 2007; Araújo et al. 2011).

- I. **Vuoden kylmimmän kuukauden pitkän aikavälin keskilämpötila** (°C,  $T_{min}$ ). Erityisesti kylmät lämpötilat näyttävät olevan lajirunsautta rajoittava tekijä pohjoisilla alueilla (Whittaker et al. 2007). Ekologisesta näkökulmasta tarkasteltuna vuoden kylmin lämpötila määrittää selviääkö kasvi talven yli (Skov & Svenning 2004; Parviainen et al. 2008). Vuoden kylmin kuukausi tutkittavalla alueella on tammikuu (Autio & Heikkinen 2002: 61).
- II. **Kasvukauden tehoisan lämpötilan summa** (°Cvrk, GDD, growing degree days). Muuttuja on valittu vuoden lämpimimmän kuukauden sijaan, koska se ilmentää todenmukaisemmin kasvilajien levinneisyyttä. Korkeilla leveysasteilla lämpimimmän kuukauden lämpötilakeskiarvo yliarvioi koko kasvukauden lämpötiloja (Körner 2003: 82) ja toisaalta alueen kasvit kykenevät aloittamaan kasvunsa heti kasvukauden alkaessa lämpötilojen ollessa vielä suhteellisen alhaisia. Ekologisesta näkökulmasta GDD ilmentää kasvua ja jälkeläistuotantoa (Skov & Svenning 2004; Parviainen et al. 2008). Kasvukauden tehoisaa lämpötilasummaa voidaan pitää myös ensisijaisena puurajaa määrittelevänä tekijänä hydrologisten olosuhteiden ollessa toissijaisia (Tuhkanen 1980: 68-9). Kasvukauden pituuteen vaikuttaa keskilämpötilan lisäksi lumettoman ajan pituus ja sen vaikutukset maaperän lämpötilaan ja säteilyominaisuuksiin (Billings 1973). GDD lasketaan seuraavan kaavan mukaisesti (Tuhkanen 1980; Skov & Svenning 2004):

$$GDD = \sum T_m - T_t$$

$T_m$  = päivittäinen keskilämpötila, joka on interpoloitu kuukausikeskiarvoista.

$T_t$  = kynnysarvo (+ 3 °C).

Kasvukauden tehoisan lämpötilan summan kynnysarvoksi on valittu + 3 °C, joka indikoi kasvua. Samaa kynnysarvoa on käytetty muissakin pohjoisilla alueilla tehdyissä tutkimuksissa (Wilson & Nilsson 2009; Virtanen et al. 2010: 813). GDD voidaan laskea interpoloimalla kuukausikeskiarvoista, kun jokaiselta asemalta ei ole saatavilla päivittäistä dataa (Tuhkanen 1984: 17). Verrattuna päiväkohtaiseen laskentamenetelmään, käytetyn metodin tuloksissa ei tule olemaan useamman päivän poikkeamaa suurempaa eroa. Jokaisen kuukauden keskilämpötila on mallinnettu alueelle yllä esitetyn tammikuun tapaan niin, että jokaiselle kuukaudelle on erikseen testattu mahdolliset merkitsevät selittävät tekijät.

- III. Vuotuinen sademäärä on epävarma muuttuja kuvaamaan kasvien saatavilla olevan veden määrää (Tuhkanen 1980), joten kolmanneksi muuttujaksi perusmalliin on valittu **vesitase** (mm/v, WAB, engl. water balance). Muiden tässä tutkimuksessa käytettyjen lämpötiloihin pohjautuvien suorien ilmastomuuttujien sijaan, WAB on resurssimuuttuja. Se kuvaa alueen kosteusolosuhteita eli vesimäärää, joka on vuosittain kasvien käytettävissä. Vesitase lasketaan vähentämällä vuotuisesta sadannasta (rr) potentiaalinen evapotranspiraatio (PET) (Maggini et al. 2006: 1732):

$$WAB = rr - PET$$

Käytännössä tulos on summa kuukausittaisesta sadannan ja haihdunnan erotuksesta, josta on laskettu 30-vuotisjakson keskiarvo. Vuotuinen sademäärä on enustettu alueelle yhdistetyllä GAM- ja kriging-interpoloinnilla. Sademäärän mallinnuksessa ensin ison mittakaavan trendi on luotu GAM-mallilla, jonka jälkeen spatiaalisesti autokorreloituneet residuaalit on käsitelty kriging-interpoloinnilla, R-ohjelman lisäpaketilla `gstat` (Aalto et al. 2012). Ilman spatiaalisesti autokorreloituneiden residuaalien huomioon ottamista kuukausittaista sademäärää ei ole mahdollista interpoloida luotettavasti muuttujan satunnaisen luonteen takia (Aalto et al. 2012: 10). Sen sijaan kuukausittaisien keskilämpötilojen tarkastelussa spatiaalisella autokorrelaatiolla ei ole suurta merkitystä. Kun yhdistetään GAM-mallit geostatistiikkaa käyttävien menetelmien kanssa, puhutaan geoaddivitive-malleista (Kammann & Wand 2003: 1).

Thorntwaite (1948: 56) oli ensimmäinen, joka esitteli potentiaalisen evapotranspiraation (PET) eli kokonaishaihdunnan. Lyhykäisyydessään termillä tarkoitetaan ilmaston kuivatusvoimaa, joka ei ole riippuvainen maanpinnan ominaisuuksista. PET kuvaa nopeutta, jolla evapotranspiraatio tapahtuisi kokonaan kasvillisuuden peitossa olevasta laajasta pinnasta ilman, että maaperän kosteutta olisi millään tavalla rajoitettu. Lisäksi se kuvaa ilman advektion ja lämmönsioutumiskyvyn vaikutusta (Dingman 2002: 308). PET voidaan laskea seuraavanlaisesta yhtälöstä, kun ajan yksikkönä on kuukausi (Holdridge 1959):

$$PET = 58,93 * \frac{\text{kuukauden keskilämpötila}}{12}$$

Yhtälö toistetaan kaikille kuukausille, joiden keskilämpötila on  $+ 0\text{ }^{\circ}\text{C}$  yläpuolella ja saadut luvut summataan yhteen, jotta saadaan vuotuinen PET-arvo. Yleensä potentiaalinen evapotranspiraatio vähenee korkeuden myötä samassa suhteessa kasvukaudenpituuden lyhenemisen kanssa (Körner 2003: 122-124). Näin selviää myös tämän tutkimuksen aineistosta, jossa PET:n ja GDD:n korrelaatio on 0,998. Vesitase ei kerro kaikkea alueen kosteusolosuhteista, esimerkiksi maaperäncosteudesta, koska vain osa alueelle sataneesta vedestä häviää konnaishaihdunnan kautta. Osa vedestä jatkaa matkaa virtaamalla toisille alueille. Lisäksi kasvien pinnalta tapahtuvan haihdunnan määrään vaikuttaa alueen kasvillisuustyyppi.

- IV. Viiden muuttujan täysmallissa ovat edellisten lisäksi mukana **lämpötilääriarvot** ( $^{\circ}\text{C}$ , absTmin ja absTmax) eli minimi- ja maksimilämpötilojen keskiarvot vuotuisten absoluuttisten arvojen mukaan. Lämpötilan minimi- ja maksimiarvoja varten on haettu jokaiselta vuodelta (1971–2000) erikseen vuorokauden keskilämpötila, poimittu vuosittaiset ääriarvot ja laskettu pitkän aikavälin keskiarvot.

Vuotuista keskilämpötilaa ei ole syytä ottaa malliin mukaan, koska se ilmentää enemmänkin alueen mantereisuutta ja kasvien lepoajan pituutta (Körner 2007: 571). Jotta analyysi olisi biologisesti tarkoituksenmukainen, on lämpötilamuuttujien hyvä olla fysiologisesti merkittäviä kasvilajeille.

#### 4.4 Mallien ennustuskyvyn testaus

##### 4.4.1 Mallien kalibraatio ja evaluointi

Aineisto jaetaan kalibraatio- (70%) ja evaluaatioaineistoon (30%), jotta ennusteiden onnistumista voidaan arvioida erillisen aineiston avulla (Guisan & Zimmermann 2000: 172). Kun tutkimusalue sisältää yhteensä 1182 havaintoruutua, on kalibraatioaineistossa niitä 828 ja evaluointiaineistossa 354 kappaletta.

#### 4.4.2 AUC ja TSS

Mallien ennustuskyvyn testaukseen käytetään korjattujen selityksasteiden ( $R^2$ ) ja ennusteen poikkeaman lisäksi virhematriiseihin perustuvia AUC- ja TSS-arvoja. Zimmermann ja muut (2009: 725) ja le Roux ja muut (2013a) tutkimuksia mukaillen, mallien ennustuskykyä testataan laskemalla AUC- ja TSS-arvot erikseen perus- ja täysmallin evaluointiaineistolle eli aineistolle, jota ei ole käytetty mallin kehittämisessä. AUC- ja TSS-arvojen tilastollinen merkitsevyys testataan Wilcoxonin kahden riippuvan otoksen testillä (le Roux & Luoto 2013).

AUC-arvo (the area under the (ROC) curve) kuvaa yksinkertaisesti yhdellä luvulla kuinka suuren osan alueesta malli ennustaa oikein (overall accuracy) olematta riippuvainen erinäisistä kynnyksiarvoista (taulukko 2). Se voi saada arvoja 0,5 ja 1,0 väliltä (Fielding & Bell 1997: 44). Jos arvo on lähellä 0,5 malli ei erota 0- ja 1- havaintoja toisistaan ja malli voidaan hylätä. Jos AUC-arvo on lähellä lukua 1, malli kykenee ennustamaan lajin levinneisyyden lähes oikein. Tällöin havainnot eivät ole ristiriidassa ennusteen kanssa. AUC-arvot yltävät hyvin harvoin ääripää lukemiin. AUC-arvot tulkitaan seuraavasti: 0,842 tarkoittaa, että 84 %:ssa tapauksia satunnaisesti valitun malliennusteen arvo 1-havainnoille on suurempi kuin satunnaisesti valitun 0-havainnon arvo.

AUC-arvojen käyttö mallin ennustetarkkuuden arvioinnissa on saanut osakseen kritiikkiä (Lobo et al. 2008). Lajit, joita tavataan vain harvoilla alueilla tai niiden levinneisyysalue on muuten rajoittunut (yhtenä ryppäänä verrattuna hajallaan esiintyviin), ovat yleensä paremmin ennustettuja kuin laajemman esiintymisalueen omaavat lajit (mm. Segurado & Araújo 2004; Luoto et al. 2005; Elith et al. 2006; Franklin 2009: 224). Toiset lajit esiintyvät harvakseltaan, koska ne ovat eräänlaisia habitaattispesialisteja (Hernández et al. 2006). AUC-arvoja ei voida Lobon ja muiden (2008) mukaan käyttää esiintymismallin tarkkuuden arviointiin eri lajien välillä, koska AUC on riippuvainen lajin suhteellisesta esiintymisalueesta. Heidän mukaan kyseessä on puhdas ja vääjäämättömän metodologinen kysymys. Toiseksi, jos tutkimusaluetta laajennetaan lajin esiintymisalueen ulkopuolelle, malliennusteen AUC-arvot nousevat epätodellisen suuriksi (Lobo et al. 2008).

Mahdollinen syy ennustetarkkuuden eroon on, että mitä vähemmän 1-havaintoja esiintyy, sitä todennäköisempää on, että 0-havainnot sijaitsevat kaukana niistä ja toisin päin. Generalisti lajeilla tarkkuus (spesifisyys) eli todennäköisyys, että malli luokittelee ruu-

dut, joissa lajia ei esiinny luokkaan 0, on usein alhainen heijastaen lajin kykyä sietää erilaisia olosuhteita ja sopeutua paikallisiin olosuhteisiin. Tämä on ikään kuin käänteistä harvakseltaan esiintyvien lajien herkkyyteen eli sensitiivisyyteen (1-havaintoihin) (taulukko 2).

**Taulukko 2.** Virhematriisi kaksiluokkaisesta ongelmasta, kuten läsnä- ja poissahavainnoista (muokattu Allouche et al. 2006; Franklin 2009).

		HAVAINTOAINEISTO (validaatioaineisto) (observed)		
		Laji on läsnä	Laji on poissa	Yhteensä
MALLIN ENNUSTE (predicted)	Laji on läsnä	<b>a</b>	<b>b</b>	<i>läsnäoleviksi ennustetut yhteensä</i>
	Laji on poissa	<b>c</b>	<b>d</b>	<i>poissaoleviksi ennustetut yhteensä</i>
	Yhteensä	<i>läsnäolo- havainnot yhteensä</i>	<i>poissaolo- havainnot yhteensä</i>	

$a$  = Oikeat positiiviset. Solujen lukumäärä, joissa laji esiintyy ja joissa sen myös ennustetaan esiintyvän.

$b$  = Väärät positiiviset arvot (engl. commission) eli lajia ei esiinny, mutta on ennustettu läsnäolevaksi.

$c$  = Väärät negatiiviset arvot (engl. omission) eli laji läsnä, mutta on ennustettu poissaolevaksi.

$d$  = Oikeat negatiiviset. Solujen lukumäärä, joissa laji ei esiinny ja myös malli ennustaa poissaolevaksi.

$$n = a + b + c + d$$

$$\frac{a+c}{n} = \text{Prevalenssi eli alueiden osuus, joissa laji on läsnä.}$$

$$\frac{a+d}{n} = \text{Mallin yleinen tarkkuus eli oikein ennustettujen ruutujen osuus (engl. overall accuracy/correct classification rate).}$$

$$\frac{a}{a+c} = \text{Herkkyyks (sensitiivisyys) eli todennäköisyys, että malli kykenee luokittelemaan ruudut, joissa laji on havaittu, luokkaan 1.}$$

$$\frac{d}{b+d} = \text{Tarkkuus (spesifisyys) eli todennäköisyys, että malli luokittelee ruudut, joissa lajia ei esiinny, luokkaan 0.}$$

TSS-arvoja (engl. true skill statistics) on suositeltu käytettäväksi kappa-arvojen sijaan. Niillä on samat edut kuin kappa-arvoilla ilman niille tyypillisiä heikkouksia, koska TSS-arvoihin ei vaikuta prevalenssi tai validaatioaineiston koko ja näin kaksi eri metodeilla tehtyä mallia saavat samat TSS-arvot, jos niiden ennustuskyky on yhtä hyvä (Allouche et al. 2006). TSS perustuu todennäköisyyteen, jossa tavoitellaan suurinta mahdollista tarkkuuden ja herkkyyden summaa ja se muodostetaan seuraavanlaisella kaavalla:

$$TSS = \frac{ad - bc}{(a + c)(b + d)} = \text{herkkyys} + \text{tarkkuus} - 1$$

Mallin sisällä sensitiivisyys ja spesifisyys ovat toisistaan irrallisia. TSS voi saada arvoja -1 ja 1 väliltä. Arvo 1 tarkoittaa mallin täydellistä onnistumista, kun taas 0 ja sen alle menevät arvot viestivät mallin tuloksien olevan seurausta sattumasta. Ennen kuin TSS-arvoja voidaan laskea, on esiintymisen todennäköisyysarvo kullekin ruudulle muutettava binomiaaliseen muotoon kalibraatioaineistosta määriteltävien kynnyksarvojen avulla eli pelkän havaintoaineiston perusteella (le Roux et al. 2012). Muunnoksen seurauksena TSS-arvot laskevat suhteellisen alhaisiksi. TSS on yksinkertainen ja intuitiivinen mitta osoittamaan lajien levinneisyysmallien suorituskykyä, kun ennusteet ovat binomiaalisia, muotoa 0/1. Perinteisesti TSS-arvoja on käytetty selvittämään sääennusteiden tarkkuutta.

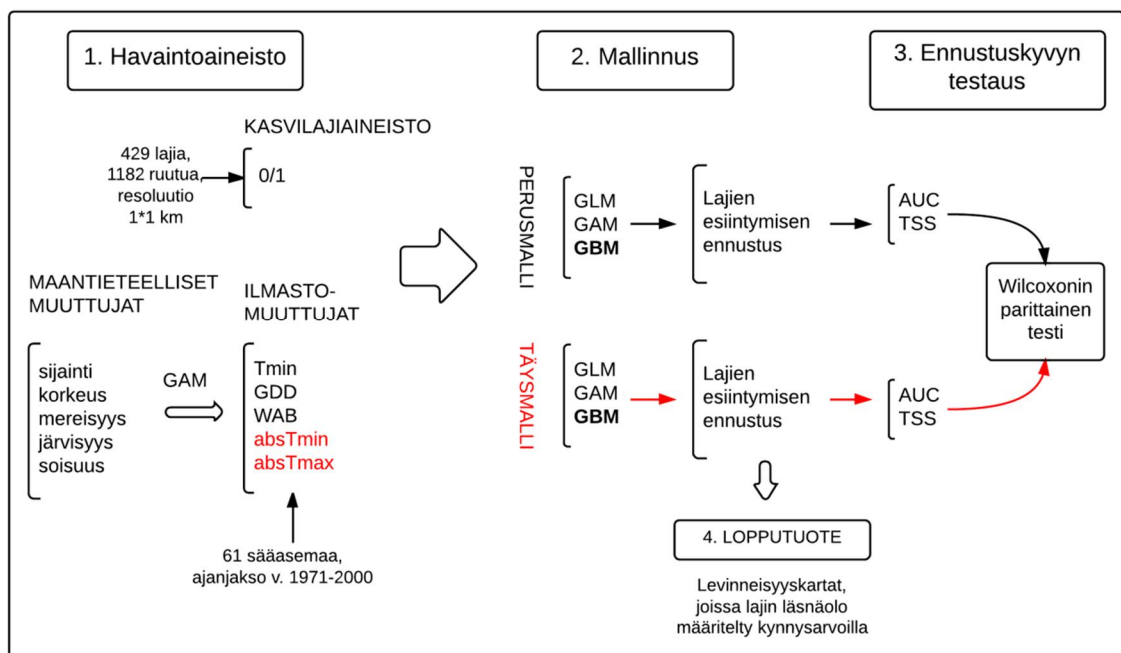
Lopuksi jokaisen ennustetun kasvilajin esiintymismallien (perus- ja täysmalli) AUC- ja TSS-arvoille tehdään Wilcoxonin kahden riippuvan otoksen testi. Testi on parametriton ja jakaumasta riippumaton. Riippuvan (ts. parittaisen) otoksen testi voidaan suorittaa, koska kyseessä on koko ajan sama kasvillisuusruutu, vain muuttujien määrä ennusteessa eroaa. Mitä enemmän testin tuloksen keskiarvo poikkeaa nolasta, sitä enemmän on perustetta väittää, että mallien ennustetarkkuudessa on eroa. Wilcoxonin kahden riippuvan otoksen testin p-arvo kertoo kuinka merkitsevä ero on tilastollisesti.

#### 4.5 Kasvilajien levinneisyyden mallinnus

Jotta saataisiin selville, parantaako kahden ääriämpötilamuuttujan lisääminen kasvien levinneisyysmallin ennustetta, sovellettiin Zimmermann ja muut (2009) käyttämää menetelmää boreaalisten puiden levinneisyysmallin toteutuksessa. Samanlaista perusmalli



vastaan täysmalli -menetelmää ovat käyttäneet mm. le Roux ja muut (2013a) tutkies-  
saan geomorfologisten häiriöiden vaikutusta kasvien levinneisyyden mallinnuksessa.  
Ensin jokaisen lajin esiintyminen tutkimusalueella mallinnettiin kolmen perusmuuttujan  
funktiona (perusmalli) (kuva 5). Seuraavaksi lajin esiintyminen mallinnettiin uudes-  
taan lisäämällä edelliseen malliin absoluuttiset ääriämpötilamuuttujat (täysmalli). Mal-  
linnusresoluutiona käytettiin yhden neliökilometrin kokoista ruutua, joka on samanko-  
koinen kuin alkuperäinen kasvilajiaineiston havaintoruutu. Kasvilajien esiintymisalueet  
mallinnettiin kolmella eri mallinnusmenetelmällä: GLM, GAM ja GBM, koska eri tilas-  
tolliset menetelmät voivat tuottaa erilaisia ennusteita (Thuiller 2003; Elith et al. 2006;  
Franklin 2009) (kuva 4). Mallien suorituskykyä mitattiin AUC- ja TSS-arvoilla. Perus-  
ja täysmallin ennustuskyvyn eron tilastollista merkitsevyyttä testattiin Wilcoxonin parit-  
taisella testillä. Levinneisyysalueiden selvittämisen jälkeen lajirunsaus on johdettu tut-  
kimusalueen kaikille ruuduille summaamalla yhteen kullakin havaintoruudulla esiinty-  
vät lajit. Lopputuotteena mallista saadaan ennustekartta lajille sopivien habitaattien si-  
jainnista.



**Kuva 4.** Vuokaavio tutkimuksen kulusta. Lajien esiintymisen ennustus tutkimusalueella on suoritettu jokaisella mallinnusmenetelmällä (GLM, GAM ja GBM) perusmallin ja täysmallin muuttujilla. Tulokset on jaettu sen jälkeen arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien kesken.

Perusmalli	$T_{min} + GDD + WAB$
Täysmalli	$T_{min} + GDD + WAB + absT_{min} + absT_{max}$

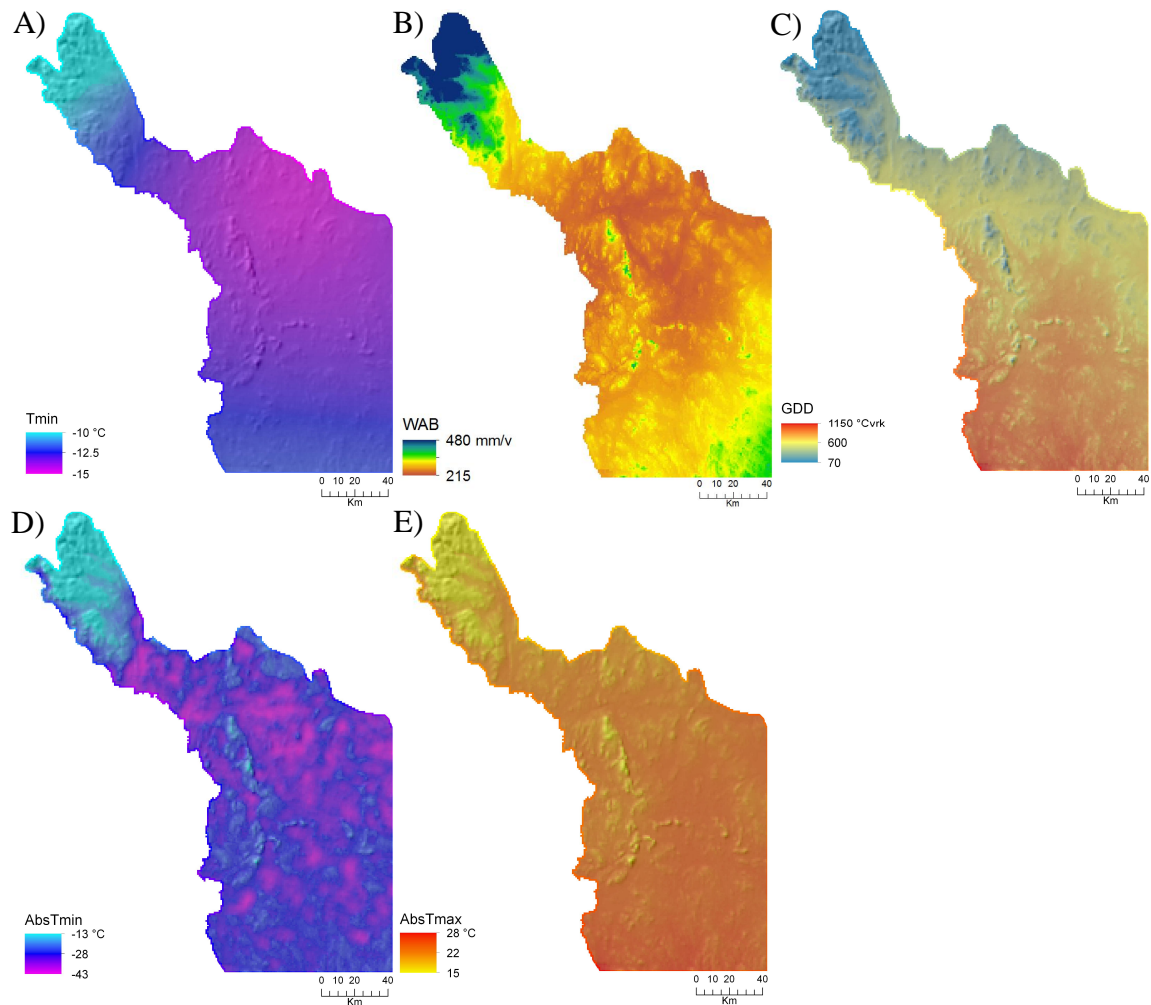
**Kuva 5.** Kasvilajien levinneisyyden binomiaaliset (0/1) mallit ja selittävät muuttujat.

#### 4.6 Ilmastomalli

GAM-malleja on yleisesti käytetty lämpötilaparametrien ja ympäristömuuttujien yhteysien selvittämisessä (Fronzek et al. 2006; le Roux et al. 2012). Ilmastomuuttujia ennustavissa GAM-malleissa käytettiin `gam`-komentoa ja `mgcv`-lisäpakettia R-ohjelmassa. Kaikki 61 havaintopistettä, eli sääasemaa, ovat mukana mallissa. Virhejakaumana on Gaussian, koska vastemuuttujien arvot noudattavat normaalijakaumaa. Lineaarisia termejä käytettiin kaikille selittävillä tekijöille, paitsi maantieteelliselle sijainnille, joka on määritelty monimutkaisemmalla interaktioterminillä (Aalto 2012b: 11). Lineaaristen termien käyttö on mahdollista, kun selittävillä muuttujilla on suoraviivainen suhde lämpötilaan, esimerkiksi korkeus vastaan lämpötila. Sijainnille, eli  $x$ - ja  $y$ -koordinaateille, käytettiin GAM-mallissa  $\otimes$ -funktia (engl. a tensor product), joka on suunniteltu erityisesti suunnasta riippuvaisia eli anisotrooppisia yhdysvaikutuksia varten (Aalto et al. 2012b).  $xy$ -interaktiotermin vapausasteeksi valittiin 5, koska joustavuus paransi huomattavasti mallin sopivuutta (Aalto et al. 2012b). Esimerkki ilmastomuuttujan mallinnuksesta GAM-menetelmällä esitetään liitteessä 1.

Lämpötilan keskiarvoa ennustaviin GAM-malleihin mukaan otettujen selittävien maantieteellisten muuttujien määrä vaihtelee ennustettavien kuukausien välillä (liite 2). Lokakuu on ainoa kuukausi, jossa kaikki viisi selittävää muuttujaa ovat mukana. Toinen vastaava tapaus on  $absT_{min}$ -muuttuja. Selittäväksi muuttujaksi malliin hyväksyttiin sellaisiakin muuttujia, jotka eivät olleet tilastollisesti kovin merkitseviä, edellyttäen että muuttujan läsnäolo mallissa nosti selitysastetta. Mallien selitysaste vaihtelee 85,7–97,4 % välillä.

Sijainti ( $x$ - ja  $y$ -koordinaatit) on tilastollisesti merkitsevä selittävä tekijä lämpötilojen kuukausi keskiarvoja selitettäessä, mutta ei absoluuttisia minimi- ja maksimiarvoja selitettäessä. Korkeuden vaikutus ei ole tilastollisesti merkitsevä talvikuukausien (marras-



**Kuva 6.** Kasvilajien levinneisyyttä selittävien ilmastomuuttujien arvojen vaihtelu tutkimusalueella. Kartoista on selkeästi havaittavissa kyseiseen ilmastomuuttujaan vaikuttavat maantieteelliset tekijät. A) Tmin - sijainti, (korkeus,) mereisyys. B) WAB - kesäajan lämpötiloihin ja sademäärään vaikuttavat tekijät eli sijainti, korkeus, mereisyys. C) GDD - sijainti, korkeus, mereisyys. D) absTmin - kaikki maantieteelliset muuttujat. E) absTmax - sijainti, korkeus, mereisyys. WAB:n muodostamiseen tarvittavien potentiaalisen evapotranspiraation ja sademäärän alueellinen jakauma on esitetty liitteessä 3.

helmikuu) lämpötilojen mallinnuksessa. Tällöin sen estimaatti on pieni ja positiivinen. Muina vuodenaikoina ja absTmax-muuttujan kohdalla korkeus on merkitsevä selittäjä ja sen vaikutus on negatiivinen. Jos korkeutta ei otettaisi mallissa huomioon, mallin ennustamat lämpötilat seurailisivat vain sijaintiin pohjautuvaa lämpötilan jakautumista. Samalla menetettäisiin lämpötilan alueelliset vaihtelut (Vajda & Venäläinen 2003: 1019). Tämän vuoksi korkeus on sisällytetty jokaisen kuukauden keskilämpötilan mallintamiseen alueella, vaikka se ei olisikaan tilastollisesti merkitsevä. Mereisyys on merkitsevä muuttuja lähes ympäri vuoden, vaikka ilmaston mantereisuus-mereisyys - akselia pidetään laajan skaalan ilmiönä (Tuhkanen 1980) ja vain huomattavan pieni osa

tutkimusalueesta sijaitsee meren läheisyydessä. Mereisyydellä on erittäin suuri rooli absTmin-muuttujan selittäjänä. Mitä lähempänä merta alue sijaitsee, sitä suuremman (eli lämpimämmän) absTmin-arvon se saa. Mereisyys nostaa paljon enemmän talven lämpötiloja kuin laskee kesä- ja maksimilämpötiloja, ja etenkin alkutalvella avoin meri lämmittää lähiympäristöä (Aalto 2012b: 9). Järvisyyden merkitys lämpötiloja selittävä-  
nä tekijänä ei ole minkään kuukauden kohdalla tilastollisesti kovin merkitsevä, vaikka se on paikallisesti tärkeä tekijä alentaen kevään lämpötiloja. Sen vaikutus kuukausikoh-  
taisiin lämpötiloihin näkyy kevätpuolella helmikuusta kesäkuuhun ja absTmin-arvoissa. Toinen ajankohta on lokakuu, jolloin järvisyys sitä vastoin nostaa lämpötilaa. Absoluut-  
tista minimilämpötilaa ja lokakuun lämpötilaa ennustettaessa maaston painanteissa ja alavilla kohdilla sijaitsevilla soilla on negatiivinen merkitys (jopa  $-1,1\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ }\%:$ n peit-  
tävyuden kasvu). Sademäärä on mallinnettu tutkimusalueelle vuotuisena keskiarvona. Sen selittävät muuttujat ovat sijainti, korkeus ja mereisyys.

Tutkimusalueella tyypillisin tammikuun keskilämpötila on  $-13,5\text{--}-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , keskihajonta on vain  $0,9\text{ }^{\circ}\text{C}$  (kuva 6, liite 4). Samoin vesitaseen vaihtelu alueella on hyvin pientä pysyen enimmäkseen  $235\text{--}260\text{ mm/v}$  välillä. GDD:n vaihtelu on alueella suurempaa, pääosin  $730\text{--}950\text{ }^{\circ}\text{Cvrk}$  välillä (keskihajonta  $175\text{ }^{\circ}\text{Cvrk}$ ). Absoluuttisista lämpötilan  
ääriarvoista absTmin-muuttujan keskihajonta on yli kaksinkertainen verrattuna absTmax-muuttujaan ( $1,4\text{ }^{\circ}\text{C}$  vs.  $3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Molempien vaihtelu on suurempaa kuin vuo-  
den kylmimmän kuukauden sisäinen vaihtelu (Tmin).

## 5. Tulokset

### 5.1 Kasvilajien levinneisyys ja mallien ennustuskky

Ennusteen poikkeamaa sekä AUC- ja TSS-arvoja apuna käyttäen selvitettiin, parantaa-  
ko absoluuttisen lämpötilaminimin ja -maksimin lisääminen perusmalliin kasvilajien levinneisyysmallin ennustuskkyä. Selvitys tehtiin itsenäisen evaluaatioaineiston avulla. Jokaisen kolmen mallinnusmenetelmän (GLM, GAM, GBM) ennustuskky paranee siirryttäessä perusmallista ja täysmalliin (liite 5). Mallien selityskyvyn perusteella tut-  
kimuksessa päädyttiin käyttämään GBM-mallin tuloksia kasvilajien levinneisyysa-  
luetarkastelussa. GBM-mallin etu on, että sen avulla voidaan yksinkertaisemmin tarkas-  
tella lajiryhmien ja lajirunsauden vasteita ilmastomuuttujille. Käytettyjen regressiopui-  
den määrä vaihteli lajeittain  $1000\text{--}5950$  kappaleen välillä.

GBM-mallin täysmallin AUC-arvot ovat 0,810–0,815 (taulukko 3). Boreaalisten lajien kohdalla mallin selityskyky on jokaisella tunnusluvulla keskimäärin hieman parempi kuin arktis-alpiinisten lajien. Poikkeuksena on täysmallin TSS-arvo. GBM-mallin ennusteen poikkeama pienenee perus- ja täysmallin välillä lajiryhmästä riippuen 0,3–0,6 %. AUC-arvot nousevat arktis-alpiinisilla lajeilla 0,004 ja boreaalisilla lajeilla 0,007 yksikköä. Eli tapauksista 0,4–0,7 % enemmän satunnaisesti valitun malliennusteen arvo 1-havainnoille on suurempi täysmallilla, kuin satunnaisesti valitun 0-havainnon arvo. Vaikka mallin parannus on AUC-arvoilla tarkasteltuna suhteellisesti pieni, on se kaikissa tapauksissa tilastollisesti erittäin merkitsevä. Arktis-alpiinisilla lajeilla TSS-arvo nousee 0,026 yksikköä kun perusmalliin lisätään ääriämpötilat (tilastollisesti melkein merkitsevä). Boreaalisilla lajeilla täysmalli ei ole perusmallia parempi TSS-arvon perusteella. Tulos ei kuitenkaan ole tilastollisesti lainkaan merkitsevä. Kasvilajien jako kahteen eliömaantieteelliseen ryhmään nostaa erityisesti boreaalisten lajien ennustekykä AUC-arvoilla mitattuna.

**Taulukko 3.** Kasvilajien levinneisyysmallien selityskyky GBM-mallilla ja Wilcoxonin parittaisen testin p-arvot. Taulukosta selviää, kuinka hyvin mallin ennuste ja lajien todellinen esiintyminen vastaavat toisiaan (AUC ja TSS), ja eroavatko perusmallintulokset vastaavasta täysmallista. Malli on toistettu kaikille lajeille yhdessä sekä arktis-alpiinisille ja boreaalisille lajeille erikseen. Taulukon luvut pohjautuvat evaluaatioaineistoon. Ennusteen poikkeaman pienempi arvo kertoo mallin paremmuudesta. AUC-arvot luetaan esimerkiksi näin: 0,810 kertoo, että 81 %:ssa tapauksia satunnaisesti valitun malliennusteen arvo 1-havainnoille on suurempi kuin satunnaisesti valitun 0-havainnon arvo.

Lajiryhmä	Mittayksikkö	Perusmalli keskiarvo (± keskihajonta)	Täysmalli keskiarvo (± keskihajonta)	Mallin parannus	Wilcoxon p-arvo
Arktis- alpiiniset	Ennusteen poikkeama	0,796 (± 0,012)	0,790 (± 0,012)	-0,006	0,067 -
	AUC	0,806 (± 0,007)	0,810 (± 0,007)	0,004	< 0,001 ***
	TSS	0,367 (± 0,018)	0,393 (± 0,017)	0,026	0,010 *
Boreaaliset	Ennusteen poikkeama	0,769 (± 0,009)	0,766 (± 0,009)	-0,003	0,014 *
	AUC	0,808 (± 0,006)	0,815 (± 0,006)	0,007	< 0,001 ***
	TSS	0,385 (± 0,012)	0,375 (± 0,012)	-0,010	0,456 -
Kaikki lajit	Ennusteen poikkeama	0,775 (± 0,007)	0,772 (± 0,007)	-0,003	0,004 **
	AUC	0,808 (± 0,005)	0,813 (± 0,005)	0,005	< 0,001 ***
	TSS	0,381 (± 0,010)	0,379 (± 0,010)	-0,002	0,114 -

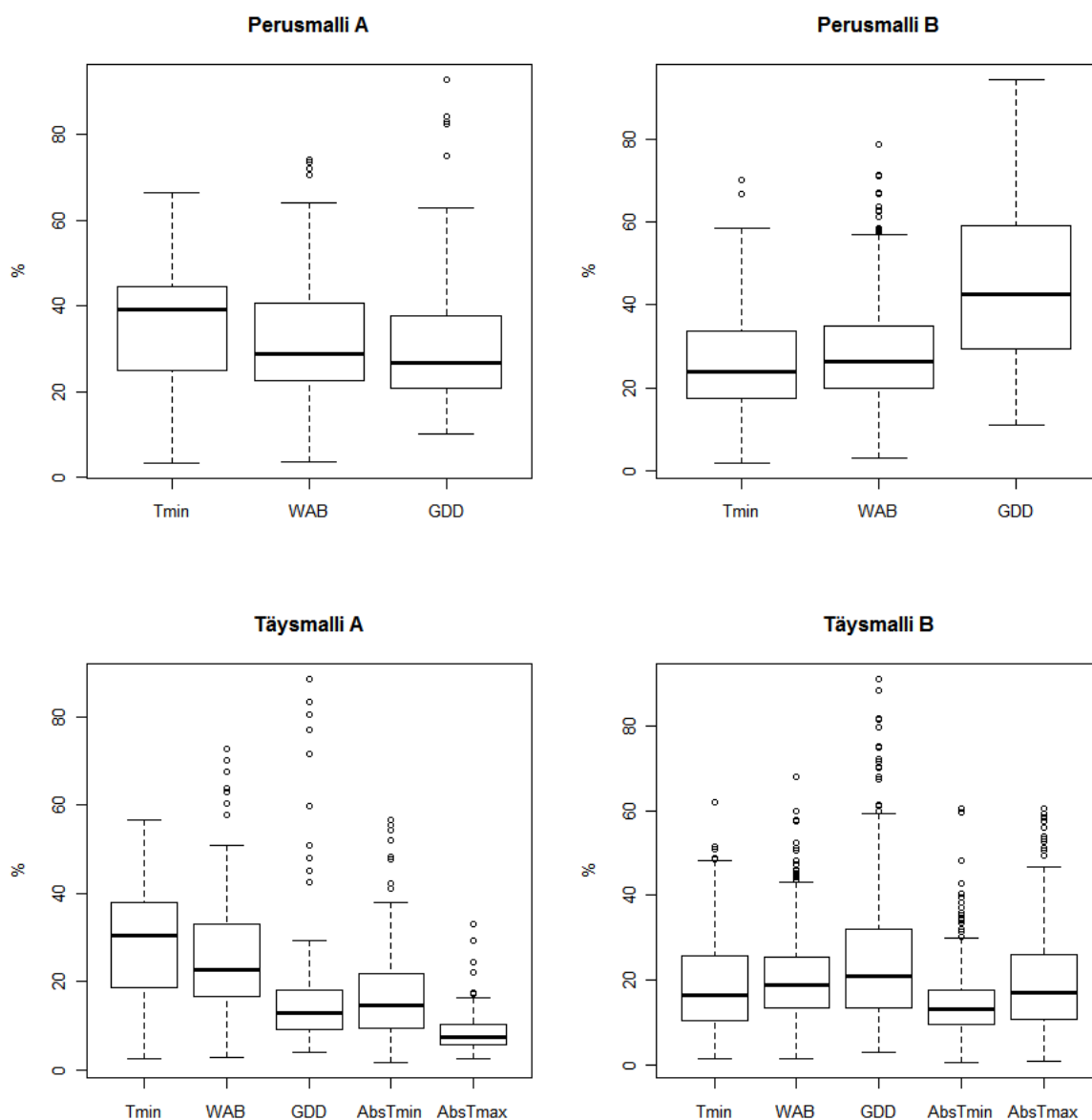
\*  $p \leq 0.05$  (melkein merkitsevä); \*\*  $p \leq 0.01$  (merkitsevä); \*\*\*  $p \leq 0.001$  (erittäin merkitsevä). - = ei tilastollisesti merkitsevä tekijä.

## 5.2 Ilmastomuuttujien suhteelliset merkitykset

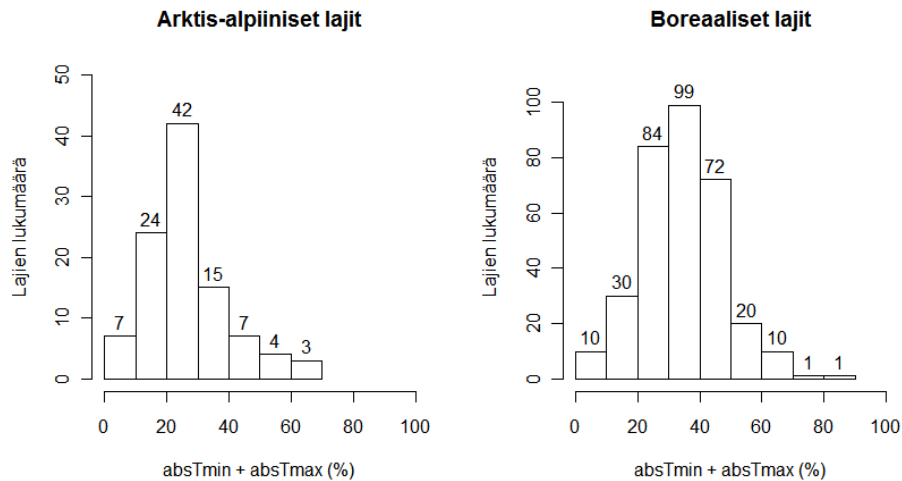
Lajien levinneisyyttä selitettäessä jokaisen selittävän muuttujan suhteellinen merkitys on tilastollisesti merkitsevä GBM-mallissa. Perusmallissa jokaisen kolmen ilmastollisen perusmuuttujan suhteellinen merkitys on lähes yhtä suuri arktis-alpiinisten lajien levinneisyyttä selitettäessä (kuva 7, liite 6). Tmin-muuttujan suhteellinen merkitys on suurin (39 %), mutta samalla sen vaihteluväli on laajin. GDD-muuttujan merkitys on mallissa pienin (27 %), mutta muuttujan vaihteluväli on pieni etenkin alaosassa, joten GDD:n suhteellinen merkitys arktis-alpiinisten lajien levinneisyyttä selitettäessä on aina vähintäänkin 10 % 75 prosentissa tapauksista. Boreaalisisilla lajeilla korostuu selkeästi GDD-muuttujan merkitys levinneisyyttä selittävänä tekijänä. Muuttujan mediaani yltää jopa 42,7 % suhteelliseen osuuteen ja 75 % boreaalisten lajien levinneisyyksien ennustuksista GDD merkitys on vähintään 29,5 %. Kahden muun perusmuuttujan, Tmin ja WAB, suhteelliset merkitykset ovat yhtä suuret (25 %).

Täysmallissa, kuten myös perusmallissa, arktis-alpiinisilla lajeilla selvästi tärkein selittävä muuttuja on Tmin (30,5 %), toisena tulee WAB (22,6 %) ja kolmansina, lähes yhtä ovat tärkeinä absTmin ja GDD (~14 %). GDD:n vaihteluväli on jälleen muihin muuttujiin nähden pieni (lukuun ottamatta absTmax), joten pienimmilläänkin se on mukana selittämässä 4 % suhteellisella osuudella. AbsTmax:n suhteellinen merkitys on kaikista muuttujista pienin (7,3 %). Boreaalisten lajien selittävät tekijät noudattavat pääosin samaa järjestystä täysmallissa kuin perusmallissa. Kolmanneksi suurimmaksi muuttujaksi on noussut absTmax. Neljän eniten selittävän muuttujan keskinäiset suhteelliset merkitykset tasoittuvat 16,5–21 % välille eikä GDD ole muihin muuttujiin nähden ylivoimainen. AbsTmin:n merkitys on pienin 13,3 %. Malliin lisätyistä ääriämpötiloista absTmax-muuttujalla on absTmin-muuttujaa suurempi merkitys (ero ~4 %), päinvastoin kuin arktis-alpiinisilla lajeilla (ero ~7 %).

Suurimmalla osalla lajeista (65 %) lämpötilan ääriarvojen yhteinen suhteellinen merkitys GBM-mallissa on 10–30 % arktis-alpiinisten lajien levinneisyyttä selitettäessä (kuva 8). Vastaavasti 78 % boreaalisten lajien levinneisyysalueita selitettäessä lämpötilaääriarvojen suhteellinen merkitys mallissa on 20–50 %. Parhaimmillaan muuttujien yhteinen suhteellinen merkitys yltää 70 % asti molemmilla lajiryhmillä. Boreaalisisilla lajeilla on kaksi tapausta, joilla suhteellinen merkitys mallissa on lähelle 90 %. GAM-mallin tuottamat tulokset eroavat GBM-mallista niin, että muuttujien yhteisen suhteellisen merkityksen painopiste on alle 30 % (liite 7).



**Kuva 7.** Laatikkojanakuvat ilmastomuuttujien suhteellisesta merkityksestä GBM-mallissa ennustettaessa arktis-alpiinisten (A) ja boreaalisten (B) kasvilajien levinneisyyttä perusmallissa ja täysmallissa. Laatikkojanakuviossa laatikon alareuna on alakvartiilin kohdalla, jonka yläpuolelle yltää 75 % havaintoaineistosta. Kuvion keskellä on mediaaniviiva ja laatikon yläreuna kuvaa 75 % havaintoja, jotka sijoittuvat korkeintaan sen tasolle. Janojen päätepisteinä 10 %:n ja 90 %:n fraktiilit. Arvot, jotka asettautuvat janojen ulkopuolelle poikkeavat suuresti muista havainnoista. Kuvaajat pohjautuvat kalibraatioaineistoon. Liitteessä 6 esitetään kuvaajien tarkat arvot.



**Kuva 8.** Lämpötilääriarvojen yhteinen suhteellinen merkitys GBM-mallissa selitettävässä arktis-alpiinisten (n=102) ja boreaalisten (n=327) lajien levinneisyyttä.

### 5.3 Kasvilajien vasteet ilmastomuuttujille

Jokaisen lajin todennäköisyydelle esiintyä on selvitetty vastekäyrä kunkin ilmastomuuttujan suhteen GBM-mallin täysmallissa. Vastekäyrät on luokiteltu viiteen luokkaan niiden muodon mukaan: positiivinen, negatiivinen, ylöspäin tai alaspäin aukeava kaari. Jos lajin esiintymisen todennäköisyydessä ei tapahdu muutosta ilmastomuuttujan gradientilla, on vastekäyrä luokiteltu viidenteen, ei selkeää suuntaa -luokkaan. Yksittäisten lajien vastekäyrien luokittelun tarkoituksena on selvittää yksittäisen ilmastomuuttujan merkitys lajiryhmän levinneisyyskuvassa.

Erot arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien vastekäyrien välillä ovat pääosin selkeitä. Arktis-alpiinisilla lajeilla on positiivinen vaste Tmin-muuttujalle ja vesitaseelle, ja negatiivinen vaste GDD- ja absTmin-muuttujille (taulukko 4, liite 8). AbsTmax-muuttuja saa lähes yhtä paljon negatiivisia, positiivisia ja ei selkeää suuntaa -luokan vastekäyriä. Borealisilla lajeilla kolmen perusmuuttujan vasteet ovat päinvastaiset arktis-alpiinisten lajien vasteisiin nähden. AbsTmin-muuttuja on myös negatiivinen ja absTmax-muuttujan vastekäyrä on selkeästi positiivinen.

Yleisin vastekäyrän muoto ilmastomuuttujien suhteen on positiivinen tai negatiivinen suora. Paraabelin muotoisia vastekäyriä oli huomattavasti vähemmän kuin lineaarisia käyriä. Alaspäin aukeavia on 0 %–24 % vastekäyristä ja ylöspäin aukeavia vähemmän kuin 5 %. Unimodaalisten käyrien niukkuudesta huolimatta joitakin huomioita niistä voi nostaa esille. Arktis-alpiinisilla lajeilla on vahva (24 %) unimodaalinen suhde Tmin-muuttujaan ilmentäen niiden esiintymistodennäköisyyden kasvua Tmin-gradien-



**Taulukko 4.** Arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien esiintymistodennäköisyyden vasteiden muodot (positiivinen, negatiivinen, ylöspäin tai alaspäin aukeava paraabeli tai ei selkeää suuntaa) suhteessa ilmastomuuttujiin GBM-mallin täysmallissa. Suurimman osuuden saanut vaihtoehto on lihavoitu. Vastaava diagrammi liitteessä 8.

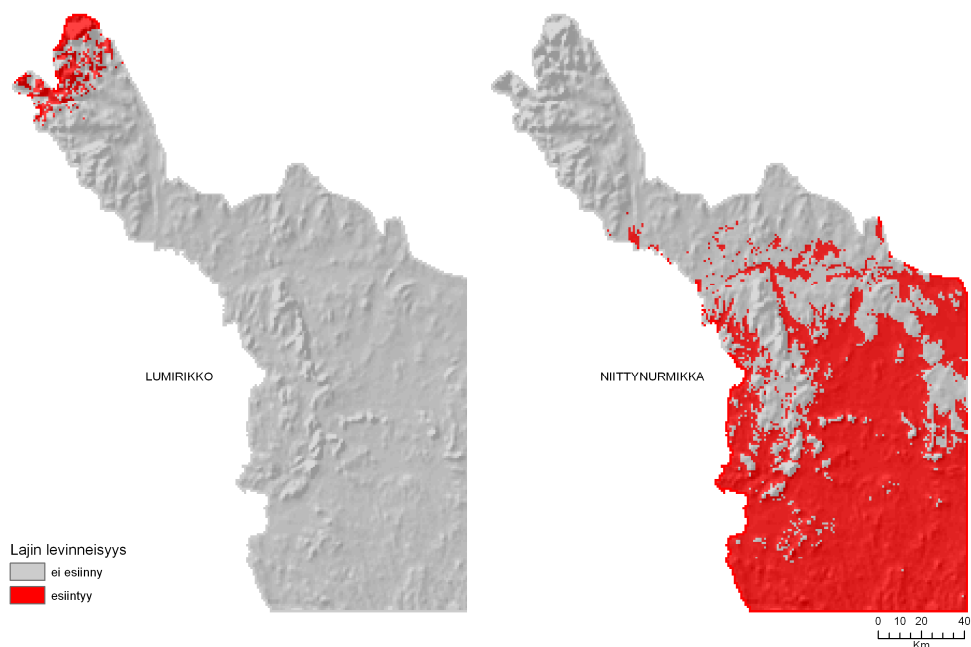
	Vastekäyrän muoto (%) ja lajiryhmä									
	+		-		^		v		ess	
Ilmastomuuttuja	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
<i>Tmin</i>	67	22	4	45	24	12	-	3	6	18
<i>WAB</i>	78	18	8	65	4	2	4	5	6	10
<i>GDD</i>	16	61	69	21	1	8	2	1	13	9
<i>AbsTmin</i>	19	18	58	53	-	6	3	2	21	21
<i>AbsTmax</i>	34	75	38	9	-	1	3	1	25	13

tin keskivaiheilla. Molemmat lajiryhmät suosivat enemmän alaspäin kuin ylöspäin aukeavaa paraabelia, jonka mukaan lajin todennäköisyys esiintyä kasvaisi muuttujan luoman gradientin reunoilla.

Ei selkeää suuntaa -luokkaan kuuluu kahdenlaisia vastekäyriä. Osalla on hyvin suurta vaihtelua pitkin gradienttia, kun taas osalla vaihtelua tai suuntaa on vaikea havaita lainkaan. Erityisesti äärilämpötilojen lajivastekäyrien muoto on hyvin tasainen ja hyvin monen lajin (21–25 %) äärilämpötilojen vastekäyristä ainakin toinen kuului tähän luokkaan. Toinen tapaus, jossa usealla ilmastomuuttujan lajivasteella ei ole selkeää suuntaa, on boreaalisten lajien suhde *Tmin*-muuttujaan (18 %). Kyseiseen luokkaan kuuluvien käyrien lukumäärä on suoraan verrannollinen muuttujan suhteelliseen merkitykseen mallissa (ks. kuva 7). Mitä vähemmän muuttujalla on merkitystä lajien levinneisyysalueen ennusteessa, sitä todennäköisemmin muuttujan vastekäyrällä ei ole selkeää suuntaa. Erityisen selkeästi tämä on havaittavissa arktis-alpiinisella lajiryhmällä, jonka esiintymistodennäköisyyden vastekäyrät jakautuvat *absTmax*-muuttujan suhteen kolmen suurimman luokan kesken lähes tasaisesti (ei selkeää suuntaa 25 %, positiiviset 34 % ja negatiiviset 38 %). Samaan aikaan kyseisen muuttujan suhteellinen osuus on vain 7 % arktis-alpiinisten lajien esiintymisestä täysmallin ennusteessa. Pienestä suhteellisesta osuudesta huolimatta tulos on tilastollisesti merkitsevä.

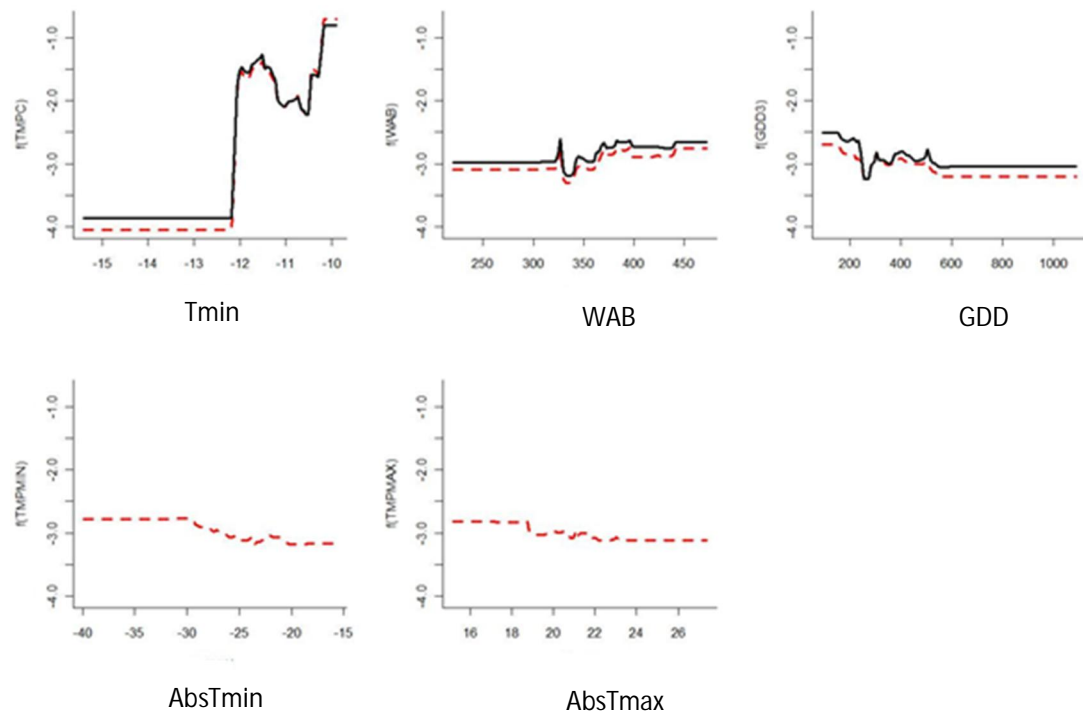
### 5.3.1 Esimerkkilajit

Tulosten perusteella ilmastomuuttujien suhteen tyypillisesti käyttäytyvä arktis-alpiininen laji suosii kasvupaikkoja, joissa Tmin on suhteellisen lämmin samalla kun vesitase on korkea ja GDD pieni. AbsTmin saa olla hyvinkin kylmä, kun taas absTmax-arvo mielellään alhainen, vaikka sen suunta ei ole lajiryhmän kesken kovin yhtenäinen. Esimerkiksi lumirikko (*Saxifraga tenuis*) noudattelee juuri tällaista esiintymistodennäköisyys kuvaa (kuva 10a). Yhteensä 11 % arktis-alpiinisista lajeista käyttäytyi juuri tämänmukaisesti. Vastaavasti 15 % boreaalisista lajeista käyttäytyi omalle lajiryhmälleen tyypillisellä tavalla. Työssä mukana olevat boreaaliset lajit suosivat alueita, joissa Tmin ja absTmin ovat mieluiten alhaisia (kylmiä) ja kosteusolosuhteet niukat. Samaan aikaan GDD ja absTmax saavat olla korkeita. Boreaalinen laji niittynurmikka (*Poa pratensis*) käyttäytyy juuri tällä tavoin ilmastomuuttujien suhteen (kuva 10b). Lajin esiintymistodennäköisyys lähtee jyrkkään nousuun tietyssä kohtaa GDD ja absTmax-gradienttia, mikä heijastuu muuttujien suhteellisen merkityksen suuruuteen. Sama ilmiö on nähtävissä arktis-alpiinisen lajin ja Tmin-muuttujan välillä. Esimerkkilajien levinneisyyskartoista (kuva 9) nähdään hyvin kuinka ilmastomuuttujien suhteen lähes vastakkaisesti käyttäytyvien lajien esiintymisalueet sijaitsevat erillään.

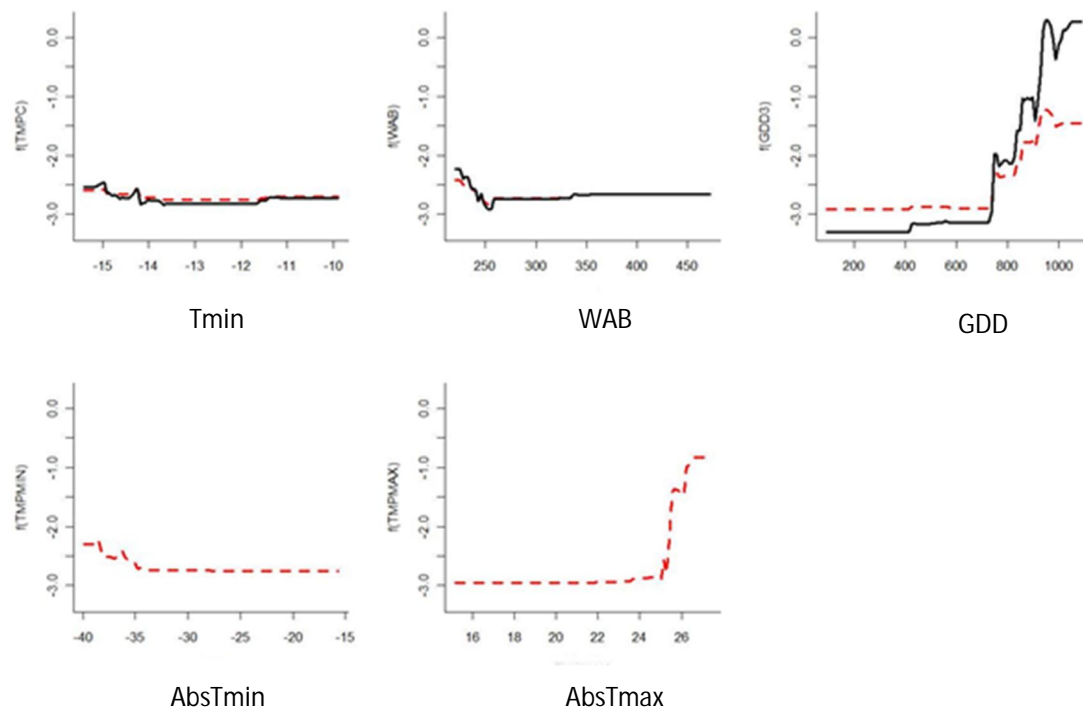


**Kuva 9.** Vasemmalla kuvassa arktis-alpiinisen (lumirikko) ja oikealla boreaalisen (niittynurmikka) lajin levinneisyys tutkimusalueella täysmallin mukaan. Lajit toimivat esimerkkeinä lajiryhmälleen tyypillisestä käyttäytymisestä täysmallin ennusteessa olevien ilmastomuuttujien suhteen. Niittynurmikan levinneisyysalueesta nähdään, kuinka se suosii alavia alueita toisin kuin lumirikko, joka suosii korkeita alueita.

A)



B)



**Kuva 10.** Arktis-alpiinisen, rikkokasveihin kuuluvan monivuotisen ruohon, lumirikon (*Saxifraga tenuis*) (A) ja boreaalisen lajin, niittynurmikan (*Poa pratensis*) (B) vaste-käyrät, eli todennäköisyydet esiintyä, suhteessa kuhunkin ilmastomuuttujaan. Musta yhtenäinen viiva kuvaa perusmallin ja punainen katkoviiva täysmallin vastetta. Vaste-käyrät on muodostettu GBM-mallin pohjalta. Boreaalisen lajin kohdalla nähdään hyvin, kuinka GDD-muuttujan suhteellinen merkitys vähenee, kun perusmalliin lisätään lämpötilojen ääriarvot.

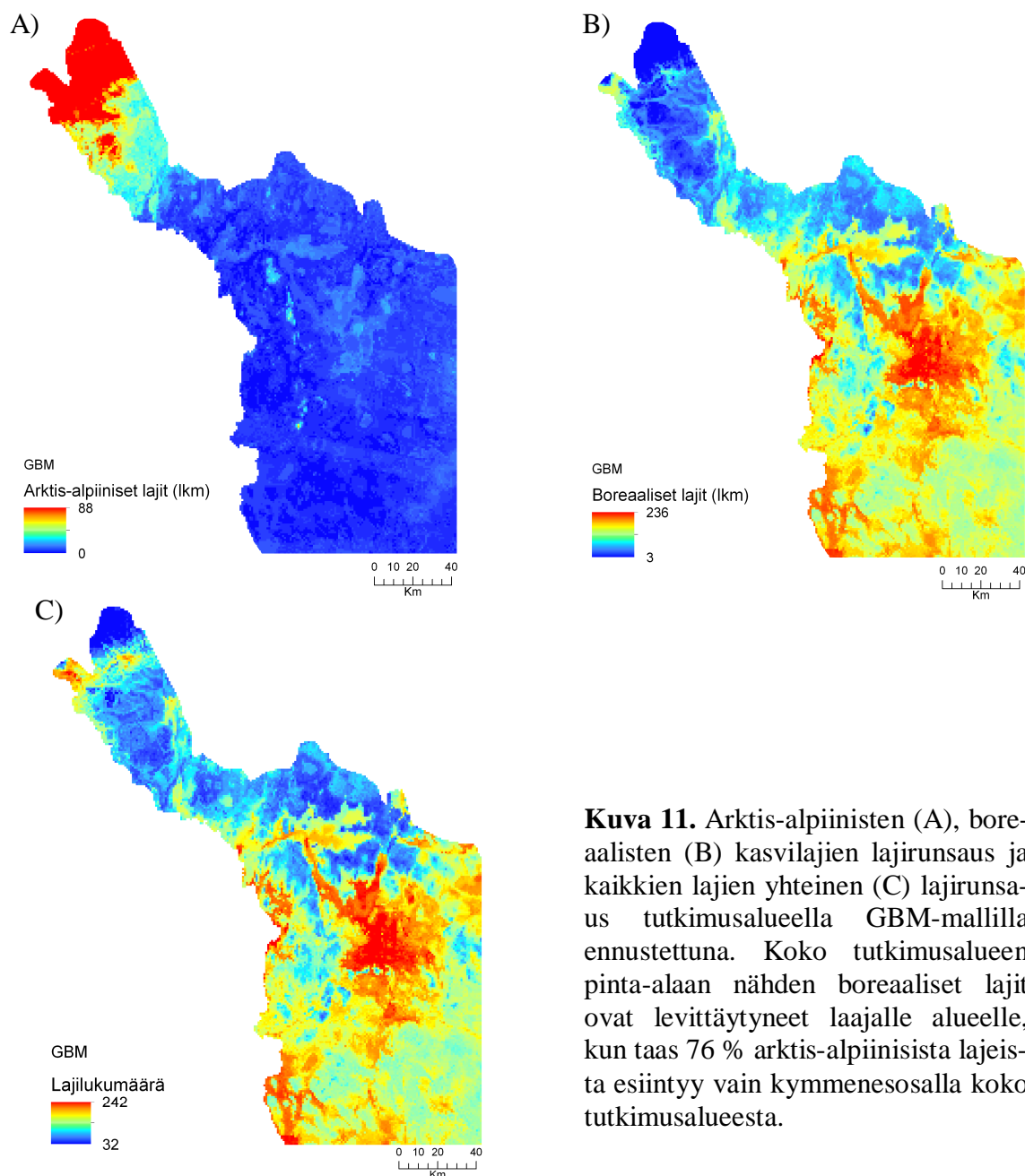
## 5.4 Lajirunsauden ennuste

Lajirunsauden ja ilmastomuuttujien välistä suhdetta tarkastellaan molemmille lajiryhmille erikseen. Kolmen ilmastollisen perusmuuttujan vaikutukset kasvilajirunsauteen ovat samanlaiset sekä perus- että täysmallissa, joten lajirunsauden tarkastelu keskittyy täysmalliin. Erot GBM- ja GAM-mallien tuottamien lajirunsausennusteiden välillä ovat pieniä (kuva 11, liite 9).

Lajirunsauskarttoja (kuva 11a,b) tarkastelemalla nähdään, että arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien lajirunsaimit alueet sijaitsevat erillään toisistaan. Arktis-alpiiniset lajit viihtyvät enimmäkseen tutkimusalueen pohjoisosassa. Sijaintia tukee yksittäisten selittävien muuttujien lajirunsausvasteet. Arktis-alpiinisilla kasveilla lajirunsaus kasvaa  $T_{min}$ :n ja  $absT_{min}$ :n lämpenemisen myötä (positiivinen korrelaatio) (kuva 12, taulukko 5). Samoin lajirunsaus kasvaa, kun vesitase kasvaa ollen suurimmillaan 350 mm/v molemmin puolin. GDD:n suhteen lajirunsaus vähenee reilusti 300–600 °Cvrk jälkeen.  $absT_{max}$ :n suhteen korrelaatio on negatiivinen. Lajirunsaus on suurimmillaan suhteellisen laajalla  $absT_{max}$ -asteikolla (20–24 °C välillä) ja hyvin alhainen tätä lämpimämissä  $absT_{max}$ -olosuhteissa.

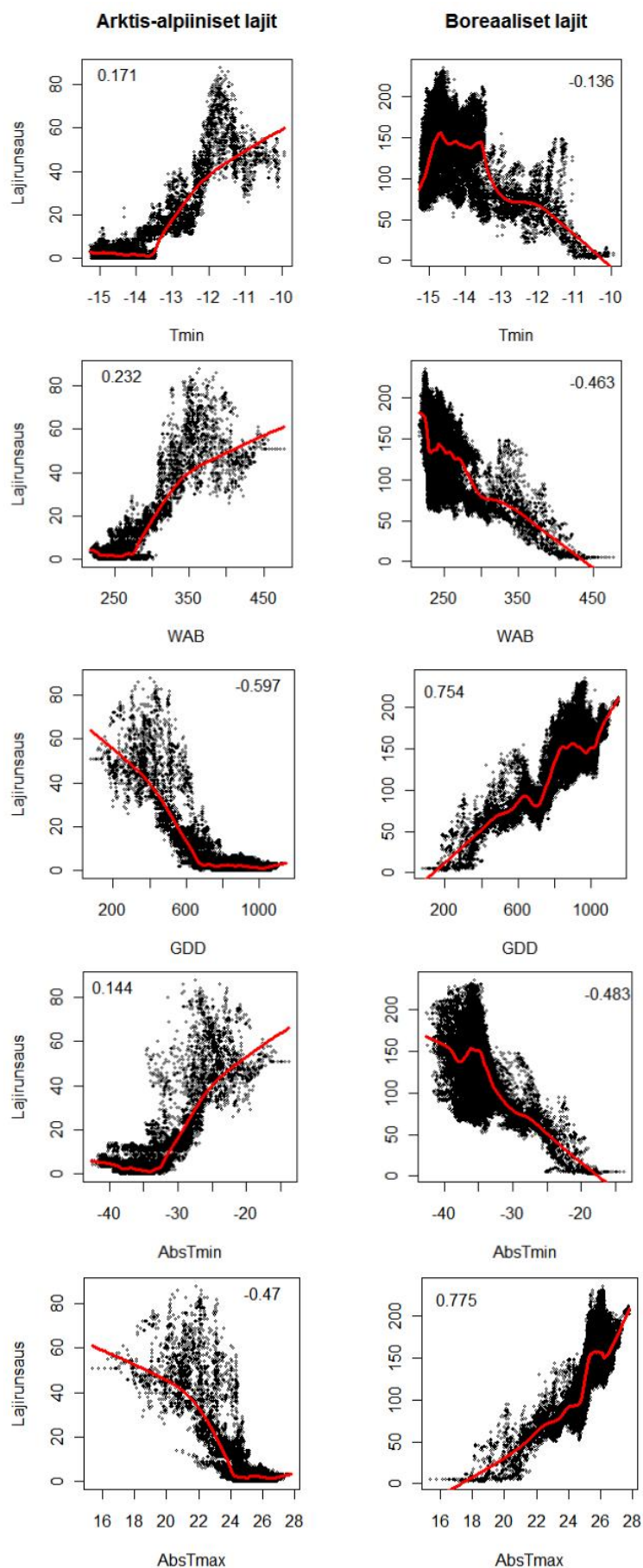
Boreaalisten lajien lajirunsaimit alueet sijaitsevat tutkimusalueen keskikohdilla ja eteläosissa (kuva 11b). Lisäksi pohjoisosassa maaston alavammilla paikoilla esiintyy boreaalisia lajeja ympäröiviä alueita runsaammin. Kyseisellä lajiryhmällä lajirunsauden ja  $T_{min}$ - ja  $absT_{min}$ -muuttujien väliset korrelaatiot ovat negatiivisia eli lajeja esiintyy alueilla, joissa talven kylmimmät lämpötilat ovat ankarimpia (kuva 12). Samoin vesitaseen korrelaatio on negatiivinen. Lajirunsaus on korkeimmillaan, kun WAB on pienempi kuin 300 mm/v (taulukko 5). GDD- ja  $absT_{max}$ -muuttujien suhteen korrelaatio on positiivinen, lajirunsauden ollessa huipussaan 800–1000 °Cvrk välillä ja 25 °C jälkeen.

Lajirunsauden ja ilmastomuuttujien väliset Spearmanin korrelaatiot ( $r_s$ ) vaihtelevat arktis-alpiinisilla lajeilla.  $T_{min}$ -, WAB- ja  $absT_{min}$ -muuttujien korrelaatiot ovat merkityksellisiä ( $r_s < 0,3$ ),  $absT_{max}$ -muuttujan korrelaatio on kohtalainen ja GDD:n lähes voimakas (kuva 12). Boreaalisisilla lajeilla korrelaatiot ovat kohtalaisia ( $absT_{min}$  ja WAB:  $|r_s| = 0,5$ ) tai huomattavia ( $absT_{max}$   $r_s > 0,75$ ) kaikilla muilla paitsi  $T_{min}$ -muuttujalla ( $|r_s| < 0,3$ ). Jokaista ilmastomuuttujaa vastaan lajirunsauden korrelaatio on tilastollisesti erittäin merkitsevä ( $p < 0,001$ ).



**Kuva 11.** Arktis-alpiinisten (A), boreaalisten (B) kasvilajien lajirunsaus ja kaikkien lajien yhteinen (C) lajirunsaus tutkimusalueella GBM-mallilla ennustettuna. Koko tutkimusalueen pinta-alaan nähden boreaaliset lajit ovat levittäytyneet laajalle alueelle, kun taas 76 % arktis-alpiinisista lajeista esiintyy vain kymmenesosalla koko tutkimusalueesta.

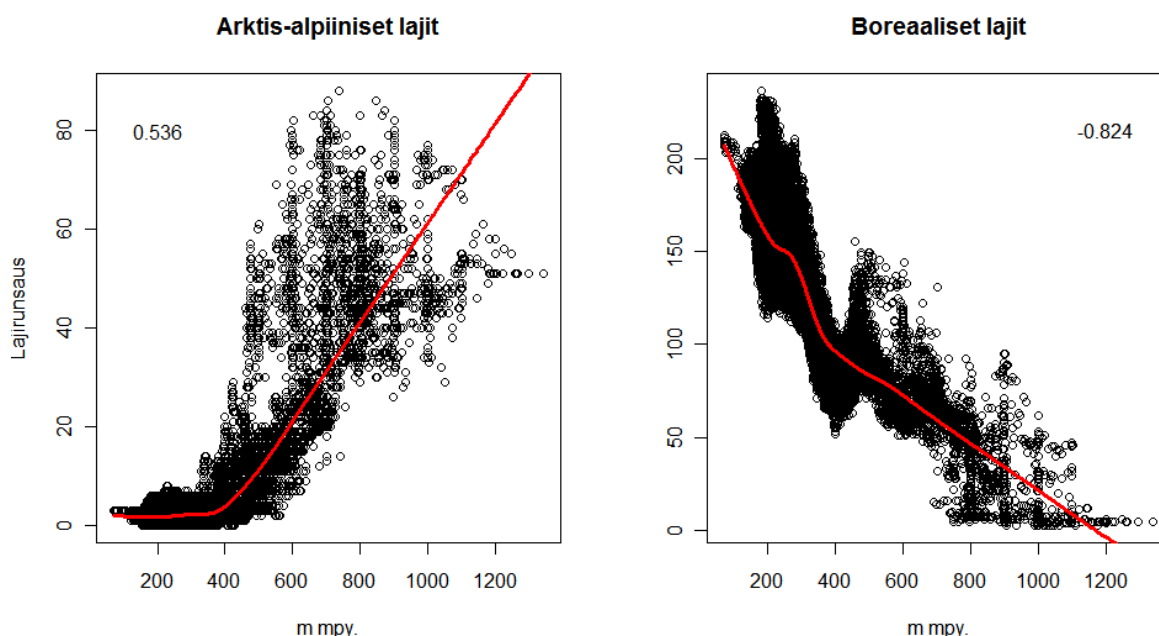
Kasvupaikan korkeuden ja lajirunsaus suhde käyttäytyy päinvastaisesti lajiryhmien kesken (kuva 13). Arktis-alpiinisten lajien lajirunsaus kasvaa korkeuden myötä, boreaalisten lajien laskee. 400 m mpy. on selvä taitekohta, jossa boreaalisten lajien esiintyvyys notkahtaa hetkellisesti pienemmäksi kuin sitä ympäröivillä korkeuksilla. Samaan aikaan arktis-alpiinisten kasvien lajirunsaus lähtee kasvuun saavuttaen lajirunsauden maksimin 600–900 m mpy. Boreaalisten lajien lajirunsauden huippu on sitä alempana 200–300 m mpy. Samoin kuin ilmastomuuttujien kohdalla, myös korkeuden suhteen arktis-alpiinisten lajien Spermanin korrelaatio on kohtalainen ( $\rho < 0,6$ ) ja boreaalisten lajien voimakas ( $\rho > 0,8$ ). Muuttujien välinen riippuvuus on selkeä molemmilla lajiryhmillä.



**Kuva 12.** GBM-mallin ennusteen mukainen lajirunsauden ja ilmastomuuttujien välinen suhde arktis-alpiinisilla ja boreaalisilla lajeilla. Kunkin muuttujaparin Spearmanin korrelaatiokerroin on esitetty ylänurkassa ja punainen käyrä on lowess-trendiviiva. Käyrän yleistysaste on määriteltä hyvin sovittavaksi ( $f=0,15$ ), jotta arktis-alpiinisten lajien lajirunsausta kuvaava muoto on saatu näkyviin.

**Taulukko 5.** Ilmastomuuttujan ja lajirunsauden riippuvuuden suunta ja optimaaliset esiintymisalueet (lajirunsaus suurimmillaan) GBM-mallilla ennustettuna molemmille lajiryhmille erikseen. Lihavoitujen arvojen korrelaatiot ovat vähintäänkin kohtalaisia ( $r_s > 0,3$ ) kertoen muuttujien välisestä lineaarisesta yhteydestä.

Ilmastomuuttuja	Arktis-alpiininen		Boreaalin	
	suunta	optimi	suunta	optimi
Tmin (°C)	+	~ -12	-	-13,5 – -15
WAB (mm/v)	+	~ 350	-	< 300
GDD (°Cvrk)	-	300 – 600	+	800 – 1000
AbsTmin (°C)	+	-30 – -25	-	-35 – -40
AbsTmax (°C)	-	20 – 25	+	25 – 27

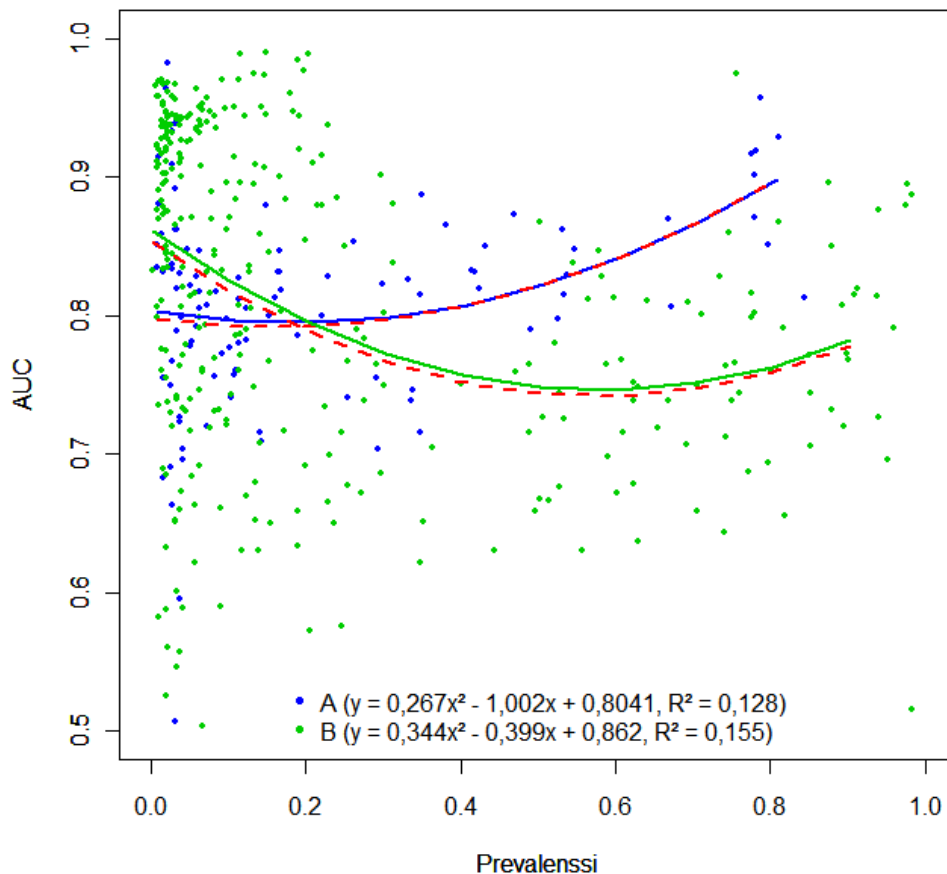


**Kuva 13.** Lajirunsauden ja korkeuden suhde arktis-alpiinisilla ja boreaalisilla lajeilla. Spearmanin korrelaatiokertoimet ( $p < 0,001$ ) on esitetty ylänurkissa ja punainen käyrä kuvaa lowess-trendiviivaa. Arktis-alpiinisten lajien lajirunsaus kasvaa selvästi 400 m mpy. kohdalla. Samaan korkeuteen mennessä boreaalisten lajien lajirunsaus on pienentynyt huipusta.

### 5.5 Prevalenssin ja mallin ennustuskyvyn välinen suhde

Molemmilla lajiryhmillä suurin osa (46–51 %) lajeista esiintyy alle kymmenesosalla tutkimusalueen ruuduista eli niillä on hyvin pieni esiintyvyys (kuva 2). Vain 15 % arktis-alpiinisista lajeista esiintyy suuremmalla alueella kuin joka toisessa ruudussa. Vastaava määrä boreaalisilla lajeilla on 22 %.

GBM-mallin ennustuskyvyn ja lajien prevalenssin välistä suhdetta tarkastellessa huomataan, että suurimmat AUC-arvot ovat sekä pienen että suuren prevalenssin lajeilla (kuva 14). Osalla pienen prevalenssin lajeista ennustustarkkuus on kuitenkin heikko. Arktis-alpiinisten lajien kesken GBM-mallin ennustuskky (AUC) nousee esiintyvyyden kasvaessa. Päinvastaisesti boreaalisilla lajeilla GBM-mallin ennustuskky heikkenee, kun lajin esiintyvyys kasvaa. Kun kyseisen lajiryhmän lajin esiintyvyys nousee 60 % tasolle, mallin ennustuskky paranee jälleen hieman. Täysmallin selitysaste boreaalisilla lajeilla on arktis-alpiinisia lajeja korkeampi ( $R^2 = 15,5\%$  vs.  $12,8\%$ ), joten boreaalisilla lajeilla esiintyvyys kykenee selittämään hieman enemmän mallin ennustuskvyn eli AUC-arvojen vaihtelua. Ero täysmallin ja perusmallin antamien AUC-arvojen välillä on pieni, mutta molemmilla lajiryhmillä täysmallin eduksi. GAM-malli antaa vastaavat tulokset AUC-arvojen ja prevalenssin suhteesta (liite 10).



**Kuva 14.** Prevalenssin ja GBM-mallin ennustuskvyn (AUC) suhde lajiryhmittäin perus- ja täysmallissa. A-luokka (siniset pisteet) kuvaa arktis-alpiinisia lajeja ja B-luokka (vihreät pisteet) boreaalisia lajeja. Trendikäyrät perustuvat selittävän muuttujan (prevalenssin) toisen asteen termiin. Yhtenäiset viivat kuvaavat täysmallia ja punaiset katkoviivat vastaavaa perusmallia. Kuvassa näkyvät havaintopisteet ovat täysmallin ennusteen mukaisia.



## 6. Tulosten tarkastelu

### 6.1 Kasvilajien levinneisyysmallin toteutuminen

Arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien esiintymisalueet pystytään ennustamaan erittäin hyvin bioklimaattisiin muuttujiin pohjautuvalla GBM-mallilla, kun lämpötilojen ääriarvot ovat mukana. Mallin ennustetarkkuus nousi lämpötilojen ääriarvojen lisäämisen myötä hieman, mutta tilastollisesti erittäin merkitsevästi molemmilla lajiryhmillä erikseen ja kaikilla lajeilla yhteensä. Levinneisyysalue-ennusteet olivat erinomaisia myös GAM- ja GLM-malleilla. Arktisen alueen ilmastomuutostutkimuksissa onkin hyvin tyypillistä, että tulokset ovat tilastollisesti merkitseviä, vaikka muutos kasvillisuudessa itsessään olisi kovin pientä (Wilson & Nilsson 2009).

#### 6.1.1 Muuttujien suhteellinen merkitys

Äärilämpötilojen lisääminen perusmalliin vähentää GDD:n osuutta selittävänä muuttujana puoleen alkuperäisestä molemmilla lajiryhmillä (ks. kuva 7). Äärilämpötilojen voidaan siis ajatella täydentävän GDD-muuttujan lajivastetta. Boreaalisille lajeille GDD on erittäin tärkeä kasvilajien levinneisyyttä selittävä tekijä, kuten muissakin pohjoisboreaalisen alueen tutkimuksissa (Parviainen et al. 2008). Äärilämpötilamuuttujien suhteelliset merkitykset jakautuvat päinvastaisesti lajiryhmien kesken. Arktis-alpiinisilla lajeilla korostuu absTmin- ja boreaalisilla absTmax-muuttujan merkitys kasvilajien levinneisyyttä selittävänä tekijänä. Tosin absTmin on hyvin tärkeä myös boreaalisilla lajeilla.

Yhdistämällä lämpötilojen ääriarvojen suhteelliset osuudet saadaan selville, ovatko ääriarvot sellaisenaan tarpeeksi voimakkaita parantamaan kasvilajien levinneisyysmallin selitysastetta. Boreaalisilla lajeilla ääriarvojen yhteinen suhteellinen merkitys on arktis-alpiinisia lajeja huomattavasti suurempi (A: 21,8 % vastaan B: 30,3 %). Ääriarvojen lisääminen malliin vaikuttaa eri voimakkuuksilla eri lajien välillä saman lajiryhmän sisälläkin. Molemmissa lajiryhmissä oli mukana yksilöitä, joilla lämpötilojen ääriarvojen yhteinen suhteellinen merkitys mallissa oli hyvin suuri, yli 50 %. Toisaalta, vaikka valtaosalla lajiryhmän lajeista tietyn ilmastomuuttujan keskimääräinen suhteellinen merkitys mallissa ei ole erityisen iso, voi se olla jollekin lajille erittäin tärkeä selittävä muuttuja. Eräs syy, miksi lämpötilojen ääriarvojen lisääminen nostaa mallin selityskykyä, on tutkimusalueen laaja koko ja topografian vaihtelevuus. Tämän seurauksena

absTmin- ja absTmax-arvot vaihtelevat alueella runsaasti. Erotus pienimmän ja suurimman arvon välillä absTmin-muuttujalla 29 °C ja absTmax-muuttujalla 12 °C. Tutkimusaluetta voidaankin pitää näiden muuttujien suhteen heterogeenisenä.

## **6.2 Lajiryhmien ja lajirunsauden vasteet ilmastomuuttujien suhteen**

Molempien kasvilajiryhmien runsausvaihteluiden suhde ilmastomuuttujiin näkyy hyvin alueellisella tasolla. Boreaaliset lajit suosivat sekä yksilötasolla että lajirunsausennusteen suhteen alueita, joissa absoluuttiset maksimilämpötilat ovat korkeita ja minimi alhaisia, eli olosuhteita, jotka ovat vuotuisten lämpötilaerojen suhteen ääreviä (taulukko 6, kuva 12). Onkin todettu, että mantereiseen ilmastoon sopeutuneet lajit vaativat siementuotantoonsa korkean kesälämpötilan, mutta kestävät kovia pakkasia (Mäkipää 2001). Tällaiset alueet sijaitsevat lähinnä tutkimusalueen matalammilla korkeuksilla ja kauempana meren vaikutuksesta. Maaston alavilla paikoilla voidaan mitata talvisin hyvin korkeita absoluuttisia minimilämpötiloja maanpintainversiosta johtuen (Autio & Heikkinen 2002; Clements et al. 2003). Inversiotilanne voi yltää useiden satojen metrien korkeuteen ja lämpötilaero laakson pohjan ja korkeammalla sijaitsevan paikan välillä voi olla yli 20 °C. Arktis-alpiinisten kasvien lajirunsaus on suurimmillaan maaston korkeimmilla alueilla Käsivarressa, jossa meri tasoittaa vuotuisia lämpötilaeroja ja nostaa Tmin-arvoa. Samoin toistuvat inversiotilanteet pitävät talven lämpötilat suhteellisen korkeina. Esiintymisalueen AbsTmax- ja absTmin-arvojen välinen ero on pienekkö verrattuna boreaalisten kasvien lajirunsaampiin alueisiin (kuvat 6d,e ja 11a). Tulos tukee käsitystä, että mereisten lajien pakkasenkestävyys on useimmiten heikko, mutta samalla ne ovat sopeutuneet pitkään matalalämpöiseen kasvukauteen (Mäkipää 2001). Kuten aiemmassa tutkimuksessa (le Roux et al. 2013c) on todettu, arktis-alpiinisten kasvien lajirunsaus ja esiintymistodennäköisyys nousevat suhteessa kasvukauden aikaiseen maaperän kosteuteen, joka on vahvasti sidoksissa mesotopografiseen gradienttiin.

Lajirunsauden ja lajitason tarkastelussa arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien vasteet ovat toistensa peilikuvia jokaisen ilmastomuuttujan osalta (taulukko 6). Poikkeuksena on absTmin-muuttuja, jonka lajivaste on negatiivinen molemmille lajiryhmille lajitason tarkastelussa (taulukko 4). Lajitason tarkastelun mukaan enemmistö (58 %) arktis-alpiinisista lajeista suosii alueita (eli todennäköisyys esiintyä on suuri), joissa absTmin on alhainen (kylmä). Kuitenkin niiden lajirunsaus on suurin siellä missä absTmin on

korkea eli lämmin. Ristiriitaa selittää osin arktis-alpiinisen lajirunsauden ja  $absT_{min}$ -muuttujan välinen täysin merkityksetön korrelaatiokerroin ja, että hajontakuvioon piirretty lowess-viiva käyttäytyy alussa negatiivisesti (ks. kuva 12). Toisaalta 21 % arktis-alpiinisten lajien vasteista on unimodaalisia  $absT_{min}$ -muuttujan suhteen siten, että gradientin keskikohdilla on niille suotuisin alue. Epävarmuutta lisää yksittäisten lajien vastekäyrien luokittelu, jossa hyvinkin pieni notkahdus missä tahansa kohdassa  $absT_{min}$ -gradienttia on määrittänyt vastekäyrän negatiiviseksi. Lämpötilamuutoksen ei siis ole tarvinnut olla voimakas tai huomattava.

**Taulukko 6.** Yhteenveto ilmastomuuttujien vaikutuksesta (suunta ja tärkeys) arktis-alpiinisten (A) ja boreaalisten (B) kasvilajien esiintymiseen GBM-mallissa. Lajirunsauden ja yksittäisten lajien enemmistön vasteet kuhunkin ilmastomuuttujaan ovat samansuuntaisia. Poikkeuksena  $absT_{min}$ , jonka lajikohtainen vaste on arktis-alpiinisten lajien enemmistöllä negatiivinen, mutta lajirunsauden vastekäyrä on positiivinen. Arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien vasteet ovat toisiinsa nähden päinvastaiset ilmastomuuttujan vaikutuksen suunnan ja tärkeyden suhteen tarkasteluna.

Ilmastomuuttuja	Vaikutuksen suunta		Suhteellinen osuus mallin ennusteessa (sijaluku)	
	A	B	A	B
$T_{min}$	+	-	1.	4.
$WAB$	+	-	2.	2.
$GDD$	-	+	4.	1.
$AbsT_{min}$	- (+)	-	3.	5.
$AbsT_{max}$	-	+	5.	3.

Arktis-alpiinisten kasvilajien lajirunsauden ja ilmastomuuttujien välistä lineaarista yhteyttä ja kohinan osuutta ilmentävät korrelaatiot eivät olleet kovin voimakkaita (kuva 12). Ilmiötä saattaa selittää lajien suhteellisen pieni määrä havaintoaineistossa verrattuna boreaalisiin lajeihin. Näin yhtenäistä ja lineaarista linjaa ei kehity samalla tavalla kuin isommassa otannassa. Toiseksi arktis-alpiinisessa ympäristössä vallitsee vahva mesotopografinen gradientti, jonka myötä lajien erikoistuminen ekotyyppeihin mukaan on hyvin yleistä kyseisessä elinympäristössä (Billings 1973). Tällöin koko lajiryhmälle ei synny selkeää, tarkkaa linjaa parhaista ilmasto-olosuhteista. On myös huomioitava, että arktis-alpiiniset putkilokasvit lajiryhmänä sisältävät useita toiminnallisia lajiryhmiä, joiden kasvupaikkavaatimukset eroavat toisistaan. Lajiryhmän sisäiset erot tulevat hy-

vin ilmi ilmastomuuttujien ja lajikohtaisten vasteiden tarkastelussa. Lineaarisen suhteen puuttumisen sijaan näyttää siltä, että arktis-alpiinisella lajiryhmällä on taipumus runsastua ja pysyä runsaana tietyn kynnsarvon jälkeen. Boreaalisten lajien lajirunsaus käyttäytyy enemmän lineaarisesti ilmastomuuttujan muodostamalla gradientilla. Selkeä pieni notkahdus on kuitenkin huomattavassa muuten yhtenäisellä linjalla erityisesti WAB- ja GDD -gradienteilla. Muutos saattaa kertoa metsänrajasta, sillä samoilla kohdilla arktis-alpiininen lajiryhmän esiintyvyys näyttää runsastuvan.

Vahvasta Pohjois-Atlantin tuomasta mereisyys-mantereisuus -gradientista ja vaihtelevasta topografiasta (mukaan lukien erot etelä- ja pohjoisrinteiden välillä) johtuen tutkimusalueen lämpötilagradientti on laaja, joten suhteellisen pienellekin alueelle mahtuu sekä boreaalisia että arktis-alpiinisia lajeja (Armbruster et al. 2007; Lenoir et al. 2013). Lämpötilojen lisäksi maaperän kosteus voi vaihdella hyvin paljon pienenkin alueen sisällä, vaikka sademäärä on sama (le Roux et al. 2013c). Tällainen mikro-ilmaston vaihtelu lisää alueen lajivarantoa ja tarjoaa lajeille suojapaikkoja ilmastonmuutosta vastaan läheltä myös suhteellisen tasaisella tundra-alueella (Scherrer & Körner 2011; Lenoir et al. 2013). Heterogeeninen lajien esiintyminen on nähtävissä paikallisesti erityisen selkeänä tutkimusalueen pohjoisosassa Kilpisjärven alueella (ks. kuva 11c).

Lajirunsauden ja korkeuden suhde käyttäytyy päinvastaisesti arktis-alpiinisilla ja boreaalisilla lajeilla (ks. kuva 13). Arktis-alpiinisilla lajeilla korkeuden ja lajirunsauden korrelaatio on kohtalainen (positiivinen). Borealisilla lajeilla korrelaatio on voimakas ja suunta negatiivinen. Noin 400 metrin korkeudella molempien lajiryhmien lajirunsaudessa tapahtuu selkeä muutos, mikä saattaa viitata metsänrajaan. Metsänrajaa pidetään tavallisesti arktisen ja boreaalisen kasvillisuuden välisenä rajana (Norokorpi et al. 2008). Heikkinen (2005: 194) on määritellyt tutkimusalueen ilmastollisen puurajan hieman ylemmäksi, 500–600 m mpy. Syy arktis-alpiinisten lajien korkealla olevien kasvupaikkojen suosimiseen saattaa olla sen kasvumuodossa. Lyhyt kasvumuoto mahdollistaa lämmön talteenoton kasvin solukkoon ja lähellä maanpintaa olevan lämpimän ilman hyödyntämisen. Korkeammat kasvit, kuten puut varjostavat alaosaan niin, ettei lämpöä pääse juurivyöhykkeelle asti (Lee 1999: 314; Körner 2003: 100). Kasvin yleisen koon ja lehtien koon pieneneminen on huomattavin morfologinen muutos, joka tapahtuu siirtyäessä korkeammalle kasvupaikalle (Körner 1999: 301). Kasvien juuret sen sijaan pysyvät yhtä kookkaina tai ovat jopa paljon tiheämpänä verkostona, kuin alemmilla korkeuksilla. Monet samat ympäristötekijät, jotka kontrolloivat levinneisyysalueita vai-

kuttavat myös kasvien lajirunsauteen ja kasvumuotoihin (Franklin 2009: 51). Ilmaston lisäksi lajirunsauden ja korkeuden suhteeseen vaikuttavat bioottiset interaktiot ja dominoivat lajit (le Roux et al. 2012).

Arktis-alpiiniset lajit eivät koe alhaisia lämpötiloja äärimmäisinä, jos niitä esiintyy oletusti kylmänä vuoden aikana. Ainakaan siinä tapauksessa, kun muita häiriötekijöitä ei esiinny samanaikaisesti (Körner 1999; 2003:102). Kriittinen aika kylmettymiselle on kylmän vuodenajan sijaan kasvukausi, jolloin vahingot kohdistuvat kasvin solukkaan. Kylmässä vyöhykkeessä esiintyvien lajien on tavalla tai toisella minimoitava niihin kohdistuvien kylmän ilmaston stressitekijöiden vaikutus esimerkiksi välttämällä altistumista kylmille lämpötiloille ja erityisesti estämällä paljaan solukon jäätymisen. Vaihtoehtoisesti kasvi voi vain sietää kylmyyttä ja kyetä korjaamaan kylmyyden aiheuttamat vahingot solukossa (Körner 2003: 106). Eräs keino kylmettymistä vastaan on kasvin kärkikasvupisteet, jotka ovat joitakin senttimetrejä maanpinnan alla suojassa. Toinen keino on pitää yöaikaan ja pilvisellä säällä kasvin solukkojen ja lehtien lämpötila alhaisena suojautuakseen kylmettymiseltä. Sanotaankin, että ilmastollisilla ääriarvoilla on suuri vaikutus alpiinisten taksojen evoluutioon ja valintaan (Körner 2003: 101), mutta ilmastollisesti äärevät olosuhteet eivät välttämättä ole negatiivinen stressitekijä lajille. Tietyn suuruinen stressi voi olla jopa yksi lajin menestystekijä. Stressi voidaan määrittellä joko biomassaa rajoittavana tekijänä tai tekijänä, joka rajoittaa lajin pysyvää esiintymistä ja kasvullista lisääntymistä. Stressin vaikutukset eivät ole aina yhteyksissä keskenään. Hyvin spesialisoituneet alpiiniset lajit eivät kärsi stressistä.

### **6.3 AUC-arvojen ja prevalenssin suhde**

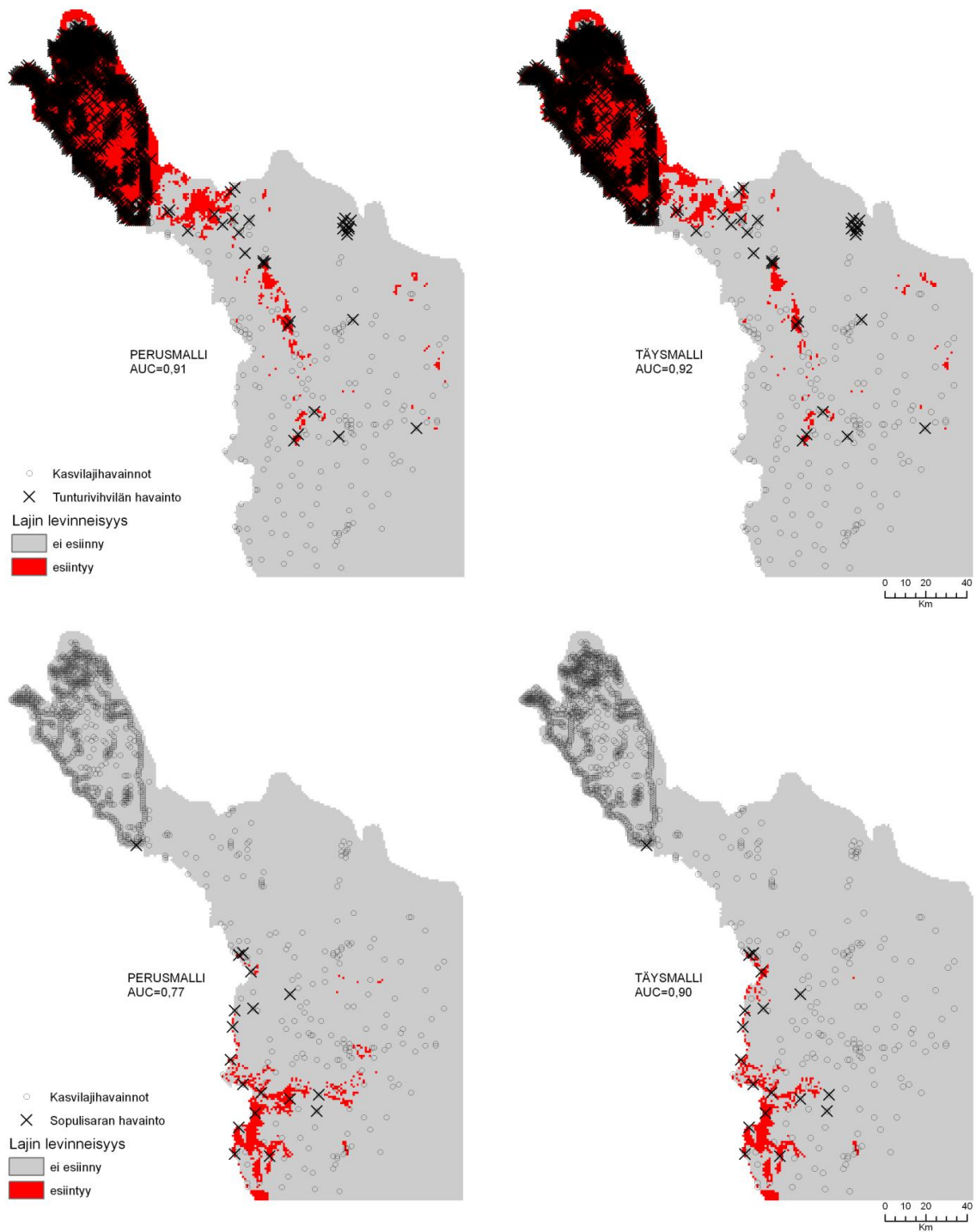
Esiintyvyys vaikuttaa mallin ennustetarkkuuteen siten, että mitä pienempi (boreaalinen laji) tai suurempi (arktis-alpiininen laji) esiintyvyys lajilla on, sitä tarkempi sen levinneisyysennuste on. Lämpötilojen ääriarvot nostavat molempien lajiryhmien pienen prevalenssin lajien levinneisyyden ennustetarkkuutta, joten ääriarvojen lisääminen malliin on kannattavaa. Hyvin tyypillinen arktis-alpiininen laji, jolla on suuri esiintyvyys (0,78) ja sen elinympäristö pystytään ennustamaan täysmallin avulla hyvin (AUC 0,91, ennusteen poikkeama 0,44), on vihviläkasveihin kuuluva monivuotinen ruoho, tunturivihvilä (*Juncus trifidus*) (kuvat 14 ja 15). Tunturivihvilä on hyvin yleinen kasvilaji keskiorarktisessa vyöhykkeessä, jossa varpukankaita on vähän (Norokorpi et al. 2008). Toinen esimerkkilaji, jonka levinneisyysalueiden ennustaminen noudattelee kuvan 14 kaltaista

prevalenssin ja AUC-arvon välistä suhdetta, on harvalukuisena esiintyvä (prevalenssi 0,02), boreaalinen laji sopulisara (*Carex macloviana*) (kuva 15).

Molempien lajien levinneisyysmallin ennustustarkkuus parani, kun perusmalliin lisättiin absoluuttiset minimi- ja maksimilämpötilat. Runksaslukuisena esiintyvällä arktis-alpiinisella lajilla parannus ei ollut odotettavaa (ks. kuva 14). Absoluuttisilla lämpötila-arvoilla ei kuitenkaan ole suurta suhteellista osuutta täysmallin ennusteessa (absTmin 2 % ja absTmax 3 %), koska suurimmalla selittäjällä GDD-muuttujalla on noin 84 % osuus. Sopulisaralla mallin parannus äärilämpötilojen myötä on huomattava (AUC 0,77–0,90). Täysmallissa absTmax-muuttujan suhteellinen osuus on 11 % (positiivinen) mallin ennustuksesta. Täten perusmallin ennustamista esiintymisalueista karsiutuvat pois alueet, joissa absTmax on liian alhainen. Sopulisaran kohdalla jokaisen ilmastomuuttujan suhteellisen merkityksen suuruus mallin ennusteesta noudattelee samaa järjestystä, kuin boreaalisilla lajeilla yleensä täysmallissa (ks. kuva 7). Esimerkiksi absTmin-muuttujan osuus on vain 2 %, kun taas GDD:n osuus on suuri, 52 %.

Vastauksena AUC-arvojen käyttöä koskevaan kritiikkiin (Lobo et al. 2008) tuloksista voidaan päätellä, että ainakaan pienen prevalenssin arktis-alpiinisilla lajeilla ei esiinny liioitellun suuria AUC-arvoja. Täten ei ole syytä huolestua, että tutkimusalueen rajausta olisi levitetty liian kauaksi arktis-alpiinisten lajien todellisista esiintymispaikoista. Toisaalta mallinnusmenetelmäksi valittu GBM-malli sopii joustavuutensa ansiosta hyvin harvoilla alueilla esiintyvien lajien ennustamiseen.

Mallin tarkkuutta tarkasteltaessa spatiaalista autokorrelaatiota ei ole otettu huomioon, joten johtopäätöksiä lajien esiintymistavasta, ryppäinä vai harvakseltaan, ja sen vaikutuksesta mallin tarkkuuteen ei voida tehdä (Luoto et al. 2005). Yleisesti on havaittu, että mallintarkkuus lisääntyy lajin harvinaisuuden myötä (Segurado & Araújo 2004) riippumatta otoksen prevalenssista (Manel et al. 2001; Franklin 2009). Tällöin harvinaisempi laji voi olla ekolokerospesialisti, jonka esiintyminen on ennustettavissa helpommin ympäristögradienttien suhteen.



**Kuva 15.** Lajien levinneisyysmallien tarkkuus runsaasti esiintyvällä tunturivihvilällä (arktis-alpiininen) (yllä) sekä sopulisaralla (boreaalinen), jonka esiintyvyys havaintoaineistossa on pieni (alla). Vasemmalla puolella on perusmallin ja oikealla täysmallin mukainen ennuste, jossa lämpötilojen ääriarvot ovat mukana. Molempien lajien levinneisyyden ennustustarkkuus on parempi täysmallissa kuin perusmallissa eli absoluuttisten lämpötila ääriarvojen lisääminen malliin vahvisti ennustuskyyä.

## 6.4 Tulosten luotettavuus ja metodologiset kysymykset

### 6.4.1 Ilmastomalli

Lämpötilojen ja sademäärien pitkän aikavälin mittauksiin liittyy aina perinteisiä epävarmuuksia koskien esimerkiksi mittarien toimintaa. Tätä epävarmuutta on pyritty vähentämään käyttämällä useaa (61 kpl) eri sääasemaa, joista osa sijaitsee varsinaisen tutkimusalueen ulkopuolella, ja pitkän aikavälin keskiarvoja. Useamman eri sääaseman käyttöä puoltaa myös tutkimusalueen topografian ja muiden ympäristögradienttien vaihtelevuus. Aineistonkeruussa (sääasemanhavainnot) tulisi huolehtia, että kaikki tutkimuksen kannalta oleelliset ympäristögradientit olisivat mukana (Barry & Elith 2006). Kun havaintoaineisto on kerätty vaihtelevasta ympäristöstä (esimerkiksi korkeus, suhteellinen korkeus, mereisyys, mantereisuus), on todennäköistä, että lopputuloksena saatava ilmastomallikin todenmukainen. Aiemmin useimmat bioklimaattiset kartat on interpoloitu sääasemien havainnoista vain korkeussuhteet huomioon ottaen (Guisan & Zimmermann 2000). Tällöin koituu huomattavia epävarmuuksia, kuten interpolointivirheitä. Sääasemiakaan ei välttämättä ole ollut tutkimuksissa tarpeeksi ja toisaalta sääasemien havainnot eivät kerro biologisesti merkittävästä mikroilmastosta. Ilmaston mallinnuksessa reunavaikutusta on karsittu sijoittamalla tutkimusalue sääasemien keskelle. Kaikki ilmastomuuttujat on laskettu 30-vuoden keskiarvoina, jotta ne vastaisivat alueen todellisia ääriämpötiloja yksittäisten lämpötilaheilahtelujen sijaan.

Nyt käytetty ilmastomallin, ja samalla koko tutkimuksen, ruutukoko on 1 x 1 km. Jos tarkastelun mittakaava olisi pienempi, malliin voitaisiin lisätä selittäviä muuttujia, kuten erilaisia topografiamuuttujia (kaarevuus ja rinteiden kaltevuus), sekä metsänpeitto ja maaperä (Daly 2006; Aalto 2012: 11). Pienilmastoa tutkittaessa korkeus yksin ei riitä ilmentämään lämpötilojen vaihtelua, joka on seurausta maanpinnanmuotojen vaihtelusta (Haapasaari 1988). Näin ollen pienemmällä mittakaavalla topografia korreloi ilmasto-  
muuttujia enemmän kasvillisuuden alueellisen vaihtelun kanssa (Guisan & Zimmermann 2000; Austin 2002). Tutkimukseen valittua mittakaavaa voidaan pitää tarkoituksen mukaisena, koska kasvilajien levinneisyyteen vaikuttavien tekijöiden voidaan olettaa olevan peräisin aidosti ilmastosta eikä topografiasta. Sen sijaan voitaisiin pohtia pitäisikö laajemman skaalan tutkimuksessa (Fennoskandia) muuttujiin lukeutua hydrologiamuuttujien (WAB) sijaan mereisyys-mantereisuus -gradientti (Tuhkanen 1980).



#### 6.4.2 Kasvilajien levinneisyysmalli

Eri tilastolliset mallinnusmenetelmät voivat antaa keskenään erilaisia tuloksia, kun mallinnetaan lajien levinneisyysalueita (Thuiller 2003; Elith et al. 2006; Franklin 2009). Niinpä on suositeltavaa käyttää useampaa eri menetelmää. Tässä työssä kasvilajien esiintymisalueiden selvittämiseen käytetyt mallinnusmenetelmät (GLM, GAM, GBM) antoivat samansuuntaiset tulokset molempien lajiryhmien kesken, joten tulokseen ja selittävien muuttujien valintaan voidaan olla tyytyväisiä. Tässä tutkimuksessa GAM-malli antaa yksinkertaista GLM-mallia paremmat ennustetarkkuudet, kuten on todettu aikaisemmissakin tutkimuksissa (Thuiller 2003; Segurado & Araújo 2004).

Kasvilajien jakamista arktis-alpiiniseen ja boreaaliseen lajiryhmään voidaan pitää perusteltuna ja onnistuneena ratkaisuna. Lajiryhmien vasteet ilmastomuuttujille poikkesivat selkeästi toisistaan. Toiseksi ympäristönmuutostutkimuksessa lajien jako toiminnallisiin ryhmiin voi peittää alleen tiedon joidenkin yksittäisten lajien käyttäytymisestä ympäristömuuttujien suhteen, sillä arktiset lajit käyttäytyvät hyvin eri tavoin ympäristönmuutoksen suhteen (Dormann & Wood 2002; Klanderud 2008). Jos taas mallin suoriutuvuutta vertaillaan laajalla lajiotannalla, yksittäisten lajien vertailu keskenään on työlästä ja toisaalta yksittäisen lajin perusteella ei voida arvioida suoraan toisen lajin käyttäytymistä. Tällöin kannattaa jakaa lajit ryhmiin niiden eliömaantieteellisten levinneisyysalueiden mukaan (Segurado & Araújo 2004: 1560).

Arvioitaessa yksittäisen ilmastomuuttujan vaikutuksen suuntaa suhteessa lajin esiintymisen todennäköisyyteen (taulukko 4), vastekäyrien muotojen luokittelu on tehty silmäääräisesti, joka tuo pientä epävarmuutta tuloksiin. Toisaalta arvion on suorittanut yksi henkilö johdonmukaisesti luokitellen, mikä mahdollistaa luotettavan lajien tai lajiryhmien välisen vertailun. Äärilämpötilamuuttujien negatiivisiksi tai positiivisiksi luokitellut vastekäyrät ovat enimmäkseen erittäin loivasti laskevia tai nousevia. Monessa tapauksessa ne olisi voitu luokitella ei selkeää suuntaa -luokkaan. Tmin-muuttujan vastekäyrässä esiintyi useasti kaksihuippuisia alaspäin aukeavia paraabeleita, jotka valituksa luokkajaossa kuuluivat ei selkeää suuntaa -luokkaan.

Puhtaimmillaan bioklimaattiset mallit käsittelevät vain ilmastomuuttujia eivätkä lainkaan muita levinneisyyteen vaikuttavia ympäristömuuttujia. Kyseisen mallin käyttö on kyseenalaistettu, sillä kasvilajien elinympäristöä mallinnettaessa ilmasto on vain osa kokonaisuutta (Mäkipää 2001; Pearson & Dawson 2003). Bioklimaattinen malli luo

ilmastollisen kehyksen, jonka toteutuessa laji voi selvitä alueella. Todellisuudessa pelkät hyvät olosuhteet eivät riitä. Lajin on myös päästävä kyseiselle alueelle ja selviydyttävä siellä vuorovaikutuksessa muiden eliöiden kanssa. Selviytymiseen alueella vaikuttavat resurssitekijät (ravinteet), häiriötekijät (ääri-ilmiöt, kilpailevat lajit), bioottiset interaktiot (le Roux et al. 2012; 2013b), lähde-nielu-efekti ja leviämiskyky (esteet, historia) (Austin 2002; Guisan & Thuiller 2005; Elith et al. 2006: 147; Virtanen et al. 2010). Lisäksi kasvit vaikuttavat myös itse kasvupaikkansa ominaisuuksiin ja yhteisöissä kasvit vaikuttavat toistensa elinoloihin (Mäkipää 2001). Toisaalta bioklimaattiset mallit ovat suhteellisen yksinkertaisia käyttää ja tulkita. Niinpä ne luovat pohjan, josta voi mahdollisuuksien mukaan jatkaa lajien elinympäristötutkimusta (Pearson & Dawson 2003).

Bioklimaattisen mallin toimivuuden kyseenalaistuksesta huolimatta, tässä tutkimuksessa pelkkiä bioklimaattisia muuttujia käyttäneet putkilokasvien levinneisyysaluemallit onnistuivat tehtävässään erinomaisesti. Malliin lisätyt lämpötilojen ääriarvot eivät olleet pääosassa selittämässä kummankaan lajiryhmän lajien esiintymisalueita, mutta niillä oli suuri tilastollinen merkitsevyys, mikä näkyy muun muassa ennustuksen paikallisen tarkkuuden parantumisena, estäen yli- tai aliennustamista (Zimmermann et al. 2009). Nyt kun lajien levinneisyys on kerran mallinnettu ilmastomuuttujia apuna käyttäen, voidaan sama malli toistaa helposti levinneisyysalueiden muutostutkimuksessa ilmaston lämpenemisen seurauksena.

## 7. Johtopäätökset

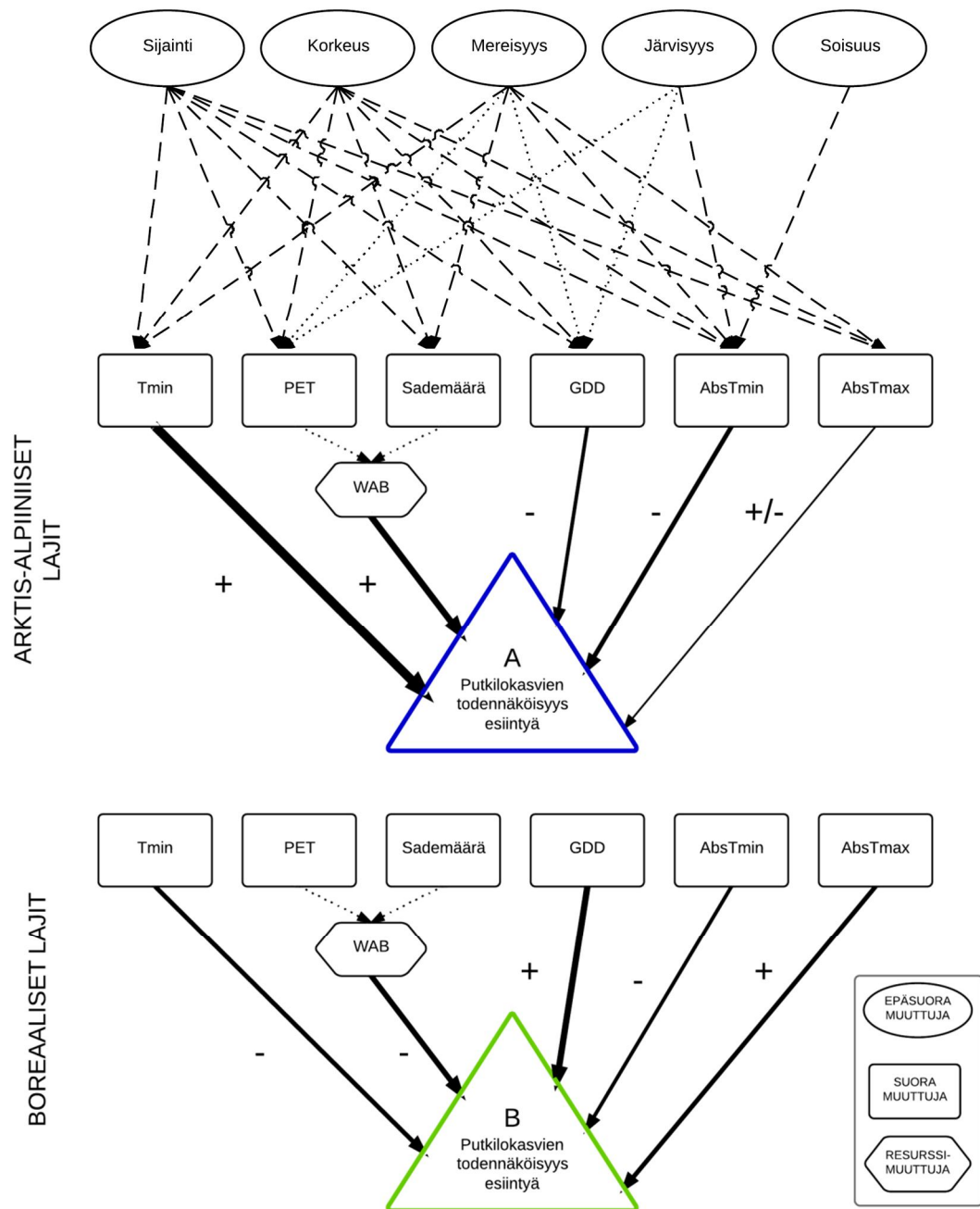
Tässä tutkimuksessa selvitettiin voisivatko ilmastomuutoksen myötä yleistyvät lämpötilojen absoluuttiset ääriarvot olla merkitseviä ja ratkaisevia tekijöitä selittämään ja rajaamaan subarktisen ympäristön putkilokasvien levinneisyysalueita kolmen muun kasvupaikan lämpötila- ja kosteusolosuhteista kertovien muuttujien lisäksi. Ilman, että tiedetään mitkä ovat ympäristön luomien ekolokeroiden ja lajien levinneisyysalueiden määrittävät tekijät, ei voida ymmärtää ekolokeroiden evoluutiota, dynamiikkaa ja niiden käyttäytymistä ilmastomuutoksen suhteen (Zimmermann et al. 2009).

Ilmastomallissa lämpötiloja selittävien muuttujien kokoonpano ilmentää hyvin, kuinka mesoskaalan tutkimuksessa lämpötiloihin vaikuttavat sijainti sekä topografiset ja hydro-

logiset tekijät. Perusmalliin lisättävät äärilämpötilamuuttujat pystyttiin muiden ilmastomuuttujien ohella ennustamaan alueelle hyvin tarkasti, joten lähtökohta ekologiselle tutkimukselle kahden eri ilmastomallin avulla oli hyvä. Perus- ja täysmallin tuloksia vertailemalla saatiin selville, että äärilämpötilojen lisääminen perusmuuttujien malliin todella parantaa sekä arktis-alpiinisten (AUC +0,004) että boreaalisten (AUC +0,007) putkilokasvilajien esiintyvyyden ennustetta subarktisella tutkimusalueella. Aiemmin kasvilajeja koskevassa ilmastomuutostutkimuksessa on osoitettu, että subarktisella tundralla on huomioitava sekä talvi- että kesälämpötilat (Aerts et al. 2006). Nyt tämän tutkimuksen perusteella juurikin lämpötilojen maksimi- ja minimiarvot ovat tärkeitä putkilokasvien levinneisyysaluetta määritteleviä tekijöitä bioklimaattisessa mallinnuksessa. Äärilämpötilojen sisällyttäminen malliin tarkentaa lajien esiintymisalueiden eroja, koska ilmastolliset ääriolosuhteet vaikuttavat eri voimakkuuksilla eri lajeihin (Aerts et al. 2006).

Tuloksien yhteenvetokuvasta (kuva 16) nähdään minkä suuntaiset ja suuruiset vaikutukset kullakin täysmallin ilmastomuuttujalla on arktis-alpiinisten ja boreaalisten lajien esiintymiseen. Boreaalisten lajien suhteen ilmastomuuttujien suhteelliset merkitykset jakautuvat tasaisemmin kuin arktis-alpiinisten lajien, joilla vuoden kylmimmän kuukauden keskilämpötila ( $T_{min}$ ) on selvästi muita selittäviä muuttujia hallitsevampi. Arktis-alpiinisilla lajeilla korostuu  $absT_{min}$ - ja boreaalisilla  $absT_{max}$ -muuttujan merkitys mallissa selitettäessä lajiryhmän levinneisyyttä. Muuttujien suhteellisen merkityksen suuruuden ja suunnan selkeyden välillä on yhteys. Mitä yhdenmukaisemmin koko lajiryhmä käyttäytyy ilmastomuuttujan suhteen, sitä suurempi on muuttujan suhteellinen osuus mallin ennusteessa.

Tärkeintä arktis-alpiinisille lajeille on, että kylmimmän kuukauden keskiarvo ei ole hyvin kylmä. Lajirunsausvasteen mukaan  $-12$ – $-11$  °C on koko lajiryhmän optimi. Lisäksi kosteutta tulee olla riittävästi kasvien käytettävissä. Boreaalisille lajeille näyttäisi olevan tärkeää, että kasvukauden tehoisa lämpötilasumma on tarpeeksi suuri ( $> 800$  °C vrk) ja olosuhteet eivät ole liian kosteat ( $< 300$  mm/v). Lisäksi se viihtyy parhaiten lämpötilojen suhteen äärevillä paikoilla, kuten laaksoissa.



**Kuva 16.** Yhteenvetokaavio arktis-alpiinisten ja boreaalisten putkilokasvien levinneisyyteen vaikuttavista muuttujista. Niin sanotut maantieteelliset muuttujat vaikuttavat suorien ilmastomuuttujien kautta kasvien esiintymistodennäköisyyksiin. Ilmastomuuttujien suunnat (+ tai -) on merkitty sen mukaan, miten valtaosa kyseisen lajiryhmän lajeista käyttäytyy muuttujan suhteen. Nuolien paksuus ilmentää muuttujan suhteellista merkitystä GBM-mallissa. Mitä paksumpi nuoli, sitä suurempi osuus tekijällä on kyseisen lajiryhmän levinneisyysennustuksessa. Katkoviivoin merkitty maantieteellisten ja ilmastomuuttujien välinen yhteys tarkoittaa, että muuttuja on mukana mallissa. Pisteviivalla yhdistetty muuttuja on ennusteessa mukana vain joidenkin kuukausien keskilämpötilojen mallinnuksessa, joista on johdettu kyseinen ilmastomuuttuja.

Lajirunsauden ja korkeuden riippuvuuden tarkastelussa käy ilmi, että arktis-alpiiniset lajit esiintyvät korkeammalla kuin boreaaliset lajit. Syynä tähän on mahdollisesti, että boreaaliset lajit eivät viihdy korkeilla paikoilla liian alhaisen GDD:n takia, vaan vaativat korkeamman kesälämpötilan. Näillä alavilla alueilla esiintyy inversion seurauksena talviaikaan hyvin kylmiä lämpötiloja. Arktis-alpiinisten suosimilla korkeammilla alueilla äärilämpötilat eivät ole niin voimakkaita ja vuodensisäiset lämpötilavaihtelut jäävät pienemmiksi, sillä kesälläkin lämpötilat ja GDD pysyttelevät alhaisina.

Nykyisten tutkimuksien mukaan GDD on noussut selvästi viimeisten vuosikymmenien aikana Kilpisjärven alueella (Virtanen et al. 2010: 813) ja lähialueella (Wilson & Nilsson 2009). Pitkän aikavälin keskiarvossa on jopa 14 % nousu. GDD on boreaalisten lajien esiintymisen kannalta erittäin tärkeä muuttuja. Boreaalisten lajien positiivinen suhde siihen ja absTmax-muuttujaan antavat tukea aiempien tutkimusten tuloksille, joiden mukaan ilmaston lämpenemisen ja erityisesti kesälämpötilojen noustessa ylemmät korkeusvyöhykkeet ja tundra-alueet tulevat tulevaisuudessa vihertymään, pensaikkokasvien, ruohojen ja heinien kasvun tehostumisen myötä (esimerkiksi Walker et al. 2006; Elmendorf et al. 2012). Varsinaisia johtopäätöksiä uusista levinneisyysalueista tai nykyisten alueiden kaventumisesta ilmastonmuutoksen myötä on vaikea tämän tutkimuksen valossa tehdä, sillä kyseessä ei ole varsinainen muutostutkimus. Tuloksien perusteella voidaan kuitenkin todeta, että ilmastonmuutoksen seurauksena yleistyvillä äärilämpötiloilla on merkitystä subarktisella alueella esiintyvien putkilokasvien levinneisyyskuvioihin.

## 8. Kiitokset

Ensimmäiseksi haluan kiittää työn ohjaajiani professori Miska Luotoa ja tohtorikoulutettavaa Juha Aaltoa. Miskalle kiitos upean ja mielenkiintoisen aiheen ideoinnista ja mahdollisuudesta saada laaja kasvilajiaineisto käyttööni. Juhalle suuri kiitos opastuksesta R-ohjelman käytössä ja ilmastomallin luomisessa. Kiitos myös Peter le Roux’lle kasvillisuusmallin ohjelmoinnista ilmastomallin pohjalta. Kiitän myös kanssaopiskelijoitani, Meriä ja Katria vertaistuesta ja mukavista hetkistä gradun parissa.

## 9. Kirjallisuus

- Aalto, J., P. Pirinen, J. Heikkinen & A. Venäläinen (2012). Spatial interpolation of monthly climate data for Finland: comparing the performance of kriging and generalized additive models. *Theoretical and applied climatology* 112, 99–111.
- Aalto, J., P. C. le Roux & M. Luoto (2012b). The meso-scale drivers of temperature extremes in high-latitude Fennoscandia. *Climate Dynamics*
- Aerts, R., Cornelissen J. H. C. & E. Dorrepaal (2006). Plant performance in a warmer world: general responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Plant Ecology* 182, 65–77.
- Ahti, T. , Hämet-Ahti. L. & J. Jalas (1968). Vegetation zones and their sections in Northwestern Europe. *Annalens Botanici Fennici* 5/3: 169–211.
- Adam, J., E. Clark, D. Lettenmaier, E. Wood (2006). Correction of global precipitation products for orographic effects. *Journal of Climate* 19, 15–38.
- Allouche, O., A. Tsoar & R. Kadmon (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43, 1223–1232.
- Araújo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L. & P. H. Williams (2004). Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10, 1618–1626.
- Araújo, M. B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. & W. Thuiller (2011). Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14:5, 484–492.
- Armbruster, W. S., D. A. Rae & M. E. Edwards (2007). Topographic complexity and terrestrial biotic response to high-latitude climate change: Variance is as important as the mean. *Teoksessa* Oerbaek J. B., R. Kallenborn, I. Tombre, E. N. Hegseth, S. Falk-Petersen & A. H. Hoel (toim.): Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment, 105–121. Springer, Berlin.
- Autio, J. & O. Heikkinen (2002). The climate of northern Finland. *Fennia* 180:1–2, 61–66.

- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157, 101–118.
- Billings, W. D. (1973). Arctic and alpine vegetations: similarities, differences and susceptibility to disturbances. *BioSciences* 73, 693–704.
- Billings, W. D. (1974). Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6, 129–142.
- Box, E. O. (1981). *Macroclimate and plant forms: An introduction to predictive modeling in phytogeography*. 241 s. Dr W. Junk Publisher, The Hague.
- Chapin, F. S. III, M. S. Bret-Harte, S. E. Hobbie & H. Zhong (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science* 7, 347–358.
- Christensen, J. H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, I. Held, R. Jones, R. K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C. G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Sarr & P. Whetton (2007). Regional Climate Projections. *Teoksessa* Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor & H. L. Miller (toim.): Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clements, G., C. Whiteman, J. Horel (2003). Cold-air-pool structure and evolution in a mountain basin: Peter Sinks, Utah. *Journal of Applied Meteorology* 42, 752–768.
- Crimmins, S. M., S. Z. Dobrowski, J. A. Greenberg, J. T. Abatzoglou, A. R. Mynsberge (2011). Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. *Science* 331, 324–327.
- Daly, C. (2006). Guidelines for assessing the suitability of spatial climate data sets. *International journal of climatology* 26, 707–721.
- Dingman, S. L. (2002). *Physical Hydrology*. 2. p. 646 s. Prentice Hall, New Jersey.
- Dormann, C. F. & S. J. Wood (2002). Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16, 4–17.



- Easterling, D. R., G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, L. O. Mearns (2000). Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science* 289, 2068–2074.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. McC. Overton, A. Townsend Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151.
- Elith, J., J. Leathwick & T. Hastie (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77, 802–813.
- Elith, J. & J. R. Leathwick (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *The Annual review of ecology, evolution, and systematics* 40, 677–697.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, E. Dorrepaal, T. G. Elumeeva, M. Gill, W. A. Gould, J. Harte, D. S. Hik, A. Hofgaard, D. R. Johnson, J. F. Johnstone, I. S. Jónsdóttir, J. C. Jorgenson, K. Klanderud, J. A. Klein, S. Kohl, G. Kudo, M. Lara, E. Lévesque, B. Magnússon, J. L. May, J. A. Mercado-Díaz, A. Michelsen, U. Molau, I. H. Myers-Smith, S. F. Oberbauer, V. G. Onipchenko, C. Rixen, N. M. Schmidt, G. R. Shaver, M. J. Spasojevic, Þ. Ellen Þórhallsdóttir, A. Tolvanen, T. Troxler, C. E. Tweedie, S. Villareal, C.-H. Wahren, X. Walker, P. J. Webber, J. M. Welker & S. Wipf (2012). Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change* 2, 453–457.
- European Environment Agency (2012). Corine Land Cover 2006 raster data. <<http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/corine-land-cover-2006-raster-1/>>.
- Franklin, J. (2009). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. 3. p. 320 s. Cambridge University Press, Cambridge.

- Frei, E., J. Bodin & G-R. Walther (2010). Plant species' range shifts in mountainous areas—all uphill from here? *Botanica Helvetica* 120, 117–128.
- Fronzek, S., M. Luoto & T. Carter (2006). Potential effect of climate change on the distribution of palustrine mires in subarctic Fennoscandia. *Climate Research* 32, 1–12.
- Fielding, A. H. & J. F. Bell (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:1, 38–49.
- Gottfried, M., H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barančok, J. L. Benito Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, M. R. Fernández Calzado, G. Kazakis, J. Krajčič, P. Larsson, M. Mallaun, O. Michelsen, D. Moiseev, P. Moiseev, U. Molau, A. Merzouki, L. Nagy, G. Nakhutsrishvili, B. Pedersen, G. Pelino, M. Puscas, G. Rossi, A. Stanisci, J.-P. Theurillat, M. Tomaselli, L. Villar, P. Vittoz, I. Vogiatzakis & G. Grabherr (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2, 111–115.
- Greenland, D. & M. Losleben (2001). Climate. *Teoksessa* Bowman W. D. & T. R. Seastedt (toim.): Structure and function of an alpine ecosystem, 15–31. Oxford University Press, Oxford.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147–186.
- Guisan, A., T. Edwards & T. Hastie (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157, 89–100.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993–1009.
- Haapasaari, M. (1988). The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta botanica Fennica* 135, 1–219.
- Hanski, I., J. Lindström, J. Niemelä, H. Pietiäinen & E. Ranta (1998). *Ekologia*. 508 s. WSOY, Juva
- Hastie, T. & R. Tibshirani (1990). Generalized Additive Models. *Monographs on Statistics and Applied Probability* 43. Chapman & Hall, New York. 335 s.

- Heikkinen, O. (2005). Boreal forests and timberlines. *Teoksessa* Seppälä, M. (toim.): The Physical Geography of Fennoscandia. 185–200. Oxford University Press, Oxford.
- Heino, R., R. Brázdil, E. Førland, H. Tuomenvirta, H. Alexandersson & M. Beniston (1999). Progress in the study of climatic extremes in northern and central Europe. *Climatic Change* 42, 151–181.
- Hernández, P. A., C. H. Graham, L. L. Master & D. L. Albert (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29, 773–785.
- Holdridge, L. R. (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105, 367–368.
- Holdridge, L. R. (1959). Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data. *Science* 130, 572.
- Holzinger, B., K. Huelber, M. Camenisch & G. Grabherr (2008). Changes in plant species richness over the last century in the eastern Swiss Alps: elevational gradient, bedrock effects and migration rates. *Plant Ecology* 195, 179–196.
- Hooten, M. B. (2011). The state of spatial and spatio-temporal statistical modeling *Teoksessa* Drew, C. A., Y. Wiserma & F. Huettmann (toim). Predictive species and habitat modeling in landscape ecology. Concepts and applications, 29–41. Springer, New York.
- Huettmann, F. & T. Gottschalk (2011). Simplicity, model fit, complexity and uncertainty in spatial prediction models applied over time: we are quite sure, aren't we? *Teoksessa* Drew, C. A., Y. Wiserma & F. Huettmann (toim). Predictive species and habitat modeling in landscape ecology. Concepts and applications, 189–208. Springer, New York.
- Kammann, E. & M. Wand (2003). Geoaddivitive models. *Journal of the Royal Statistical Society* 52: 1, 1–18.
- Kasvimuseon digitaalinen lajilevinneisyysaineisto (2012).
- Kerr, J. T., M. Kulkarni & A. Algar (2011). Integrating theory and predictive modeling for conservation research *Teoksessa* Drew, C. A., Y. Wiserma & F. Huettmann

- (toim). Predictive species and habitat modeling in landscape ecology. Concepts and applications, 9–28. Springer, New York.
- Klanderud, K. & H. J. B. Birks (2003). Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene* 13, 1–6.
- Klanderud, K. (2008). Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change. *Journal of Vegetation Science* 19, 363–372.
- Kreft, H. & W. Jetz (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 14, 5925–5930.
- Körner, C. (1999). Alpine plants: Stressed or adapted? *Teoksessa Press, M. C., J. D. Scholes & M. G. Barker (toim). Physiological plant ecology*, 297–312. Blackwell Science, Cornwall.
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life – Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2. p. 344 s. Springer, Heidelberg.
- Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 569–574.
- Laaksonen, K. (1976). Seasonal variations in the influence of seas and inland waters upon mean air temperatures in Fennoscandia (1921-1950). *Annales academiae scientiarum fennicae* 121.
- Lee, J. A. (1999). Arctic plants: adaptations and environmental change. *Teoksessa Press, M. C., J. D. Scholes & M. G. Barker (toim). Physiological plant ecology*, 313–330. Blackwell Science, Cornwall.
- Lee, S. E., M. C. Press & J. A. Lee (2000). Observed climate variations during the last 100 years in Lapland, northern Finland. *International Journal of Climatology* 20, 329–346.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 6, 1659–1673.
- Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. de Ruffray & H. Brisse (2008). A Significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768–1771.

- Lenoir, J., B. J. Graae, P. A. Aarrestad, I. G. Alsos, W. S. Armbruster, G. Austrheim, C. Bergendorff, H. J. B. Birks, K. A. Brathen, J. Brunet, H. H. Bruun, C. J. Dahlberg, G. Decocq, M. Diekmann, M. Dynesius, R. Ejrnaes, R. J. A. Grytnes, K. Hylander, K. Klanderud, M. Luoto, A. Milbau, M. Moora, B. Nygaard, A. Odland, V. T. Ravolainen, S. Reinhardt, S. M. Sandvik, F. H. Schei, J. D. M. Speed, L. U. Tveraabak, V. Vandvik, L. G. Velle, R. Virtanen, M. Zobel, J. C. Svenning (2013). Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology*, 19, 1470–1481.
- Liu, C., M. White & G. Newell (2010). Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography* 34, 232–243.
- Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde & R. Real (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global ecology & biogeography* 17, 145–151.
- Luoto, M., J. Pöyry, R. K. Heikkinen & K. Saarinen (2005). Uncertainty of bioclimate envelope models based on the geographical distribution of species. *Global ecology & biogeography* 14, 575–584.
- Maanmittauslaitos (MML) (2010). Yleiskartta 1:1 000 000. Hallintorajat-aineisto. Ladattu Paitulista 29.5.2013.
- Maanmittauslaitos (MML) (2010). Yleiskartta 1:1 000 000. Vesistöt-aineisto. Ladattu Paitulista 29.5.2013.
- Maanmittauslaitos (MML) (2010). Yleiskartta 1:1 000 000. Korkeussuhteet-aineisto. Ladattu Paitulista 29.5.2013.
- Maggini, R., A. Lehmann, N. E. Zimmermann & A. Guisan (2006). Improving generalized regression analysis for the spatial prediction of forest communities. *Journal of Biogeography* 33, 1729–1749.
- Manel, S., H. C. Williams & S. J. Ormerod (2001). Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38, 921–931.
- Marchand, F. L., M. Verlinden, F. Kockelbergh, B. J. Graae, L. Beyens & I. Nijs (2006). Disentangling effects of an experimentally imposed extreme temperature event and naturally associated desiccation on Arctic tundra. *Functional Ecology* 20, 917–928.

- Marmion, M., M. Parviainen, M. Luoto, R. K. Heikkinen & W. Thuiller (2009). Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 15, 59–69.
- McCarty, J.P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15, 320–331.
- Mäkipää, R. (2001). Kasvien elinympäristö. *Teoksessa* Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. 2.p. 34–43. Gummerus Kirjapaino Oy, Jyväskylä.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) (2012). National climatic data center. <<http://www.ncdc.noaa.gov/>>.
- Norokorpi, Y., H. Eeronheimo, S. Eurola, R. Heikkinen, P. Johansson, J. Kumpula, K. Mäkelä, S. Neuvonen, J. Sihvo, S. Tynys, & R. Virtanen (2008). Tunturit. *Teoksessa*: Raunio, A., A. Schulman, & T. Kontula (toim.) Suomen luontotyyppien uhanalaisuus. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Suomen ympäristö 8/2008. Osa 2, 467–541.
- Norwegian Meteorological Institute (2012). <[eklima.met.no](http://eklima.met.no)>.
- Odland, A., T. Høitomt & S. L. Olsen (2010). Increasing vascular plant richness on 13 high mountain summits in southern Norway since the early 1970s. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42, 458–470.
- Oksanen, L. & R. Virtanen (1995). Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* 153: 1–80.
- Pajunen, H. (2005). Mires. *Teoksessa* Seppälä, M. (toim). The Physical Geography of Fennoscandia. 77–96. Oxford University Press, Oxford.
- Parmesan, C., T. L. Root & M. R. Willing (2000). Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society* 81, 443–450.
- Parmesan, C. & G. Yohe (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 37, 637–669.

- Parviainen, M., M. Luoto, T. Rytteri & R. K. Heikkinen (2008). Modelling the occurrence of threatened plant species in taiga landscapes: methodological and ecological perspectives. *Journal of Biogeography* 35, 1888–1905.
- Pearson, R. G., T. P. Dawson, P. M. Berry & P. A. Harrison (2002). SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154, 289–300.
- Pearson, R. G. & T. P. Dawson (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global ecology & biogeography* 12, 361–371.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson & T. A. McMahon (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Science* 11, 1633–1644.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <<http://www.R-project.org/>>.
- Richardson, K., W. Steffen & D. Liverman (2011). *Climate change: global risks, challenges and decisions*. 493 s. University press, Cambridge.
- Ridgeway, G. (1999). The state of boosting. *Computing Sciences and Statistics* 31, 172–181.
- le Roux, P. C. & M. A. McGeoch (2008). Changes in climate extremes, variability and signature on sub-Antarctic Marion Island. *Climatic Change* 86, 309–329.
- le Roux, P. C., R. Virtanen, R. Heikkinen & M. Luoto (2012). Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. *Ecography* 35, 1048–1056.
- le Roux, P. C. & M. Luoto (2013). Earth surface processes drive the richness, composition and occurrence of plant species in an arctic–alpine environment. *Journal of vegetation science* DOI: 10.1111/jvs.12059, 1–10.
- le Roux, P. C., R. Virtanen, & M. Luoto (2013a). Geomorphological disturbance is necessary for predicting fine-scale species distributions. *Ecography* 36, 1–9.

- le Roux, P. C., J. Lenoir, L. Pellissier, M. S. Wisz & M. Luoto (2013b). Horizontal, but not vertical, biotic interactions affect fine-scale plant distribution patterns in a low-energy system. *Ecology* 94:3, 671–682.
- le Roux, P. C., J. Aalto & M. Luoto (2013c). Soil moisture's underestimated role in climate change impact modelling in low-energy systems. *Global Change Biology* 19, 2965–2975.
- Salonen J. S., H. Seppä, M. Luoto, A. E. Bjune, H. J. B. Birks (2012). A North European pollen-climate calibration set: analysing the climatic responses of a biological proxy using novel regression tree methods. *Quaternary Science Reviews* 45, 96–110.
- Sætersdal, M., H. J. B. Birks & S. M. Peglar (1998). Predicting changes in Fennoscandian vascular-plant species richness as a result of future climatic change. *Journal of biogeography* 25, 111–122.
- Scherrer, D. & C. Körner (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of biogeography* 38, 406–416.
- Segurado, P. & M. B. Araújo (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of biogeography* 31, 1555–1568.
- Seppälä, M. (1986a). Korkeus- ja syvyysuhteet. Teoksessa Alalammi, P (toim). Maanpinnan muodot. *Suomen kartasto* 121–122. Maanmittaushallitus ja Suomen Maantieteellinen Seura, Helsinki.
- Seppälä, M. (1986b). Geomorfologia. Teoksessa Alalammi, P (toim). Maanpinnan muodot. *Suomen kartasto* 121–122. Maanmittaushallitus ja Suomen Maantieteellinen Seura, Helsinki.
- Simonen, A. (1990). Kallioperä. Teoksessa Alalammi, P (toim). Geologia. *Suomen kartasto* 123. Maanmittaushallitus ja Suomen Maantieteellinen Seura, Helsinki.
- Skov, F. & J. C. Svenning (2004). Potential impact of climate change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography* 27, 366–380.



- Solantie, R. (1976). The influences of lakes on meso-scale analysis of temperature in Finland. Ilmatieteen laitoksen tiedonantoja 30. Valtion painatuskeskus, Helsinki.
- Swedish Meteorological and Hydrological Institute (SMHI) (2012). <http://www.smhi.se/>.
- Sykes, M. T., I. C. Prentice & W. Cramer (1996). A bioclimatic model for the potential distribution of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23, 203–233.
- Tape, K., M. Sturm & C. Racine (2006). The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12, 686–702.
- Thorntwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* 38, 55–94.
- Thuiller, W. (2003). BIOMOD – Optimising predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9, 1353–1362.
- Thuiller, W., M. B. Araújo & S. Lavorel (2004). Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of biogeography* 31, 353–361.
- Tikkanen, M. (2005). Climate. Teoksessa Seppälä, M. (toim.): *The Physical Geography of Fennoscandia*. 97–112. Oxford University Press, Oxford.
- Tuhkanen S. (1980). Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta phytogeographica suecica* 67.
- Tuhkanen S. (1984). A Circumboreal system of climatic-phytogeographical regions. *Acta botanica fennica* 127.
- Tveito, O. E., E. Førland, R. Heino, I. Hanssen-Bauer, H. Alexandersson, B. Dahlström, A. Drebs, C. Kern-Hansen, T. Jónsson, E. Varby Laursen & Y. Westman (2000). *Nordic temperature maps*. DNMI Report 09/00 KLIMA, Oslo.
- Vajda, A. & A. Venäläinen (2003). The influence of natural conditions on the spatial variation of climate in Lapland, northern Finland. *International journal of climatology* 23, 1011–1022.
- Virtanen, R. (2003). The high mountain vegetation of the Scandes. Teoksessa Nagy, G., G. Grapbherr, Ch. Körner & D.B.A. Thompson (toim). *Alpine biodiversity in Europe*. Ecological studies 167, 31–38. Springer, Germany.

- Virtanen, R., J. Oksanen, L. Oksanen, & V.Y. Razzhivin (2006). Broad-scale vegetation-environment relationships in Eurasian high-latitude areas. *Journal of Vegetation Science* 17, 519–528.
- Virtanen, R., M. Luoto, T. Rämä, K. Mikkola, J. Hjort, J. Grytnes, H. John & B. Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 810–821.
- Väre, H. & R. Virtanen (2001). Enontekiön alueellinen kasvistoselvitys. <<http://www.luomus.fi/kasvitiede/putkilokasvit/tutkimus/enontekio/>> 17.6.2013.
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jønsdóttir, J. A. Klein, B. Magnusson, U. Molau, S. F. Oberbauer, S. P. Rewa, C. H. Robinson, G. R. Shaver, K. N. Suding, C. C. Thompson, A. Tolvanen, Ø. Totland, P. L. Turner, C. E. Tweedie, P. J. Webber, & P. A. Wookey (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 1342–1346.
- Walther, G-R., S. Beißner & C. A. Burga (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16, 541–548.
- Walther, G-R., A. Roques, P. E. Hulme, M. T. Sykes, P. Pyšek, I. Kühn, M. Zobel, S. Bacher, Z. Botta-Dukát, H. Bugmann, B. Czúcz, J. Dauber, T. Hickler, V. Jarošík, M. Kenis, S. Klotz, D. Minchin, M. Moora, W. Nentwig, Jürgen Ott, V. E. Panov, Björn Reineking, C. Robinet, V. Semchenko, W. Solarz, W. Thuiller, M. Vilà, K. Vohland & J. Settele (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 686–693.
- Whittaker, R. J., D. Nogués-Bravo, & M. B. Araújo (2007). Geographic gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa. *Global Ecology and Biogeography* 16, 76–89.
- Wilson, S. D. & C. Nilsson (2009). Arctic alpine vegetation change over 20 years. *Global Change Biology* 15, 1676–1684.
- Wood, S. & N. Augustin (2002). GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modeling. *Ecological Modelling* 157, 157–177.

- Woodward F. I. (1987). *Climate and Plant Distribution*. 190 s. Cambridge University Press.
- Yee, T. & N. Mitchell (1991). Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science* 2, 587–602.
- Zimmermann, N. E. & F. Kienast (1999). Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. *Journal of vegetation science* 10:4, 469–482.
- Zimmermann, N., N. G. Yoccoz, Jr. Edwards, C. Thomas, E. S. Meier, W. Thuiller, A. Guisan, D. R. Schmatz & P. B. Pearman (2009). Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19, 723–728.

## Liitteet

### LIITE 1.

Esimerkki R-ohjelman komennosta, jolla ilmastomuuttujat ennustetaan tutkimusalueelle GAM-mallilla.

```
# tammikuun keskilämpötila (työssä käytetty nimitystä Tmin).
```

```
library(mgcv)
```

```
gamTmin <- gam(mean_tammikuu~ te(x,y,k=5) + meri + elev,
family = "gaussian", data=theData)
```

```
# ennustetaan Tmin -arvot jokaiselle tutkimusalueen pisteelle (nimellä theHila):
```

```
predTmin <- predict.gam(gamTmin, theHila, type = "response")
```

### LIITE 2.

Ilmastoparametrimallien selitysasteet ja mukana olevien maantieteellisten (selittävien) tekijöiden merkitsevyys. GAM-mallit ennustavat 85,7–97,4 % lämpötilojen vaihtelusta. Selittävien muuttujien estimaatit tulkitaan siten, että esimerkiksi absTmin-arvo nousee korkeuden suhteen 1,4 °C 100 metriä kohden, silloin kun muiden tekijöiden vaikutus on otettu huomioon. Vastaavasti absTmin lämpötila nousee 4,9 °C, aina kun mereisyys kasvaa 10 %. Muuttujat WAB ja GDD eivät ole mukana taulukossa, koska ne on johdettu kuukausikeskilämpötiloista ja sademäärästä (katso kappale: 4.3.2 Kasvilajien levinneisyyttä selittävät muuttujat). Lihavoidut muuttujat ovat sellaisenaan mukana kasvien levinneisyysmallissa.

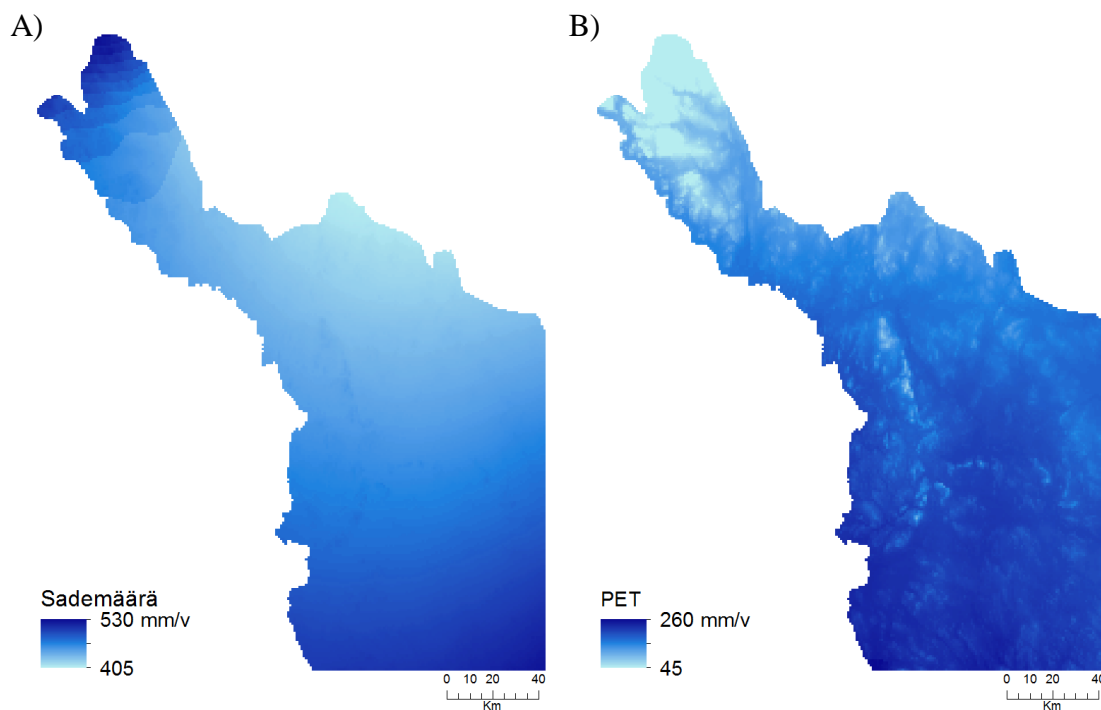
Ilmastomuuttuja	p-arvo	Estimaatti & p-arvo					Selitysaste (R <sup>2</sup> )
Lämpötila ka. (°C)	te(x,y) sijainti	korkeus	mereisyys	järvisyys	soisuus	(%)	
AbsTmin	-	0,014 ***	0,491 ***	-0,110 *	-0,114 **	86,9	
AbsTmax	-	-0,010 ***	-0,106 ***			85,7	
tammikuu	***	0,000 -	0,173 ***			94,6	
helmikuu	***	-0,001 -	0,140 **	-0,032 -		96,0	
maaliskuu	***	-0,004 ***	0,110 *	-0,033 *		96,1	
huhtikuu	***	-0,007 ***	0,043 -	-0,021 **		97,4	
toukokuu	***	-0,008 ***		-0,016 *		96,4	
kesäkuu	***	-0,008 ***	-0,037 ***	-0,013 *		97,1	
heinäkuu	***	-0,006 ***	-0,040 ***			96,3	
elokuu	***	-0,007 ***				96,3	
syyskuu	***	-0,005 ***				92,0	
lokakuu	***	-0,003 ***	0,080 ***	0,011 -	-0,020 **	89,8	
marraskuu	**	0,000 -	0,142 ***			92,9	
joulukuu	*	0,001 -	0,175 ***			92,1	

\* p ≤ 0.05; \*\* p ≤ 0.01; \*\*\* p ≤ 0.001, - = ei tilastollisesti merkitsevä tekijä.

te(x,y) = xy-interaktiotermi

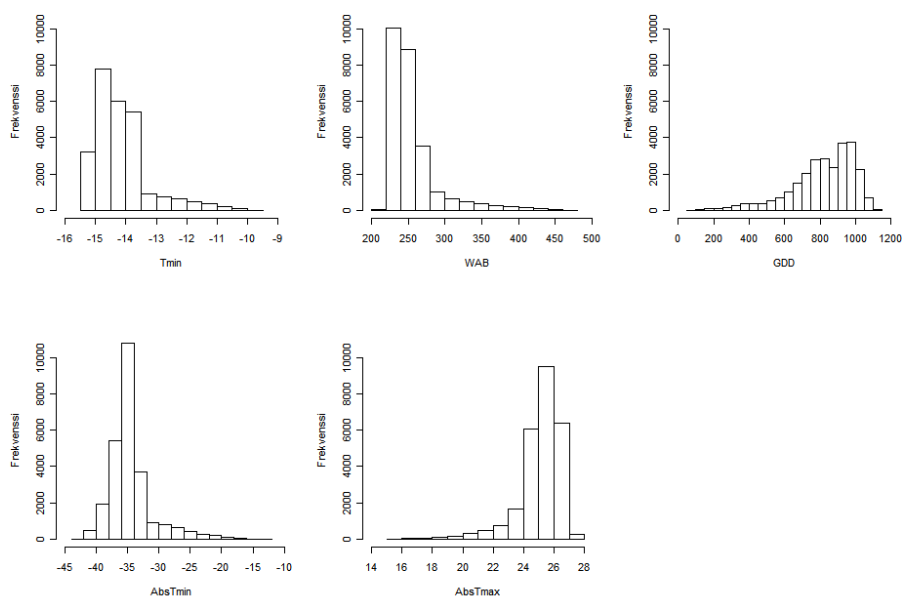
### LIITE 3.

Vesitaseen (WAB) laskemiseen tarvittavien muuttujien, sademäärän (A) ja potentiaali-  
sen evapotranspiraation (PET) (B) alueellinen jakautuminen tutkimusalueella.



### LIITE 4.

Ilmastomuuttujien jakauma tutkimusalueella GAM-mallilla ennustettuna. Samanlainen  
arvojen yhteneväisyys tai vaihtelu on havaittavissa muuttujia kuvaavissa kartoissa.



## LIITE 5.

Putkilokasvien levinneisyyden ennustamiseen käytettyjen GBM-, GAM- ja GLM-mallien ennustustarkkuuden tunnusluvut perusmallille ja absoluuttiset ääriämpötila-arvot sisältävälle täysmallille. Mallin parannus on perus- ja täysmallin erotus. Ennusteen poikkeaman pienempi arvo ilmaisee paremmuutta.

Tunnusluku		Perusmalli keskiarvo ( $\pm$ keskihajonta)	Täysmalli keskiarvo ( $\pm$ keskihajonta)	Mallin parannus	Wilcoxon p-arvo
<b>GBM</b>					
Arktis-alpiiniset lajit	Ennusteen poikkeama	0,796 ( $\pm$ 0,012)	0,790 ( $\pm$ 0,012)	-0,006	0,067 -
	AUC	0,806 ( $\pm$ 0,007)	0,810 ( $\pm$ 0,007)	0,004	< 0,001 ***
	TSS	0,367 ( $\pm$ 0,018)	0,393 ( $\pm$ 0,017)	0,026	0,010 *
Boreaaliset lajit	Ennusteen poikkeama	0,769 ( $\pm$ 0,009)	0,766 ( $\pm$ 0,009)	-0,003	0,014 *
	AUC	0,808 ( $\pm$ 0,006)	0,815 ( $\pm$ 0,006)	0,007	< 0,001 ***
	TSS	0,385 ( $\pm$ 0,012)	0,375 ( $\pm$ 0,012)	-0,010	0,456 -
Kaikki lajit	Ennusteen poikkeama	0,775 ( $\pm$ 0,007)	0,772 ( $\pm$ 0,007)	-0,003	0,004 **
	AUC	0,808 ( $\pm$ 0,005)	0,813 ( $\pm$ 0,005)	0,005	< 0,001 ***
	TSS	0,381 ( $\pm$ 0,010)	0,379 ( $\pm$ 0,010)	-0,002	0,114 -
<b>GAM</b>					
Arktis-alpiiniset lajit	korjattu R <sup>2</sup>	0,183 ( $\pm$ 0,016)	0,197 ( $\pm$ 0,017)	0,014	< 0,001 ***
	AUC	0,812 ( $\pm$ 0,007)	0,818 ( $\pm$ 0,007)	0,006	< 0,001 ***
	TSS	0,482 ( $\pm$ 0,015)	0,492 ( $\pm$ 0,014)	0,010	0,013 *
Boreaaliset lajit	korjattu R <sup>2</sup>	0,156 ( $\pm$ 0,009)	0,161 ( $\pm$ 0,009)	0,005	< 0,001 ***
	AUC	0,811 ( $\pm$ 0,006)	0,815 ( $\pm$ 0,006)	0,004	< 0,001 ***
	TSS	0,499 ( $\pm$ 0,013)	0,508 ( $\pm$ 0,012)	0,009	0,013 *
Kaikki lajit	korjattu R <sup>2</sup>	0,163 ( $\pm$ 0,008)	0,170 ( $\pm$ 0,008)	0,007	< 0,001 ***
	AUC	0,811 ( $\pm$ 0,005)	0,816 ( $\pm$ 0,005)	0,005	< 0,001 ***
	TSS	0,495 ( $\pm$ 0,010)	0,504 ( $\pm$ 0,010)	0,009	0,001 **
<b>GLM</b>					
Arktis-alpiiniset lajit	korjattu R <sup>2</sup>	0,181 ( $\pm$ 0,015)	0,189 ( $\pm$ 0,015)	0,008	< 0,001 ***
	AUC	0,811 ( $\pm$ 0,007)	0,812 ( $\pm$ 0,007)	0,001	0,009 **
	TSS	0,480 ( $\pm$ 0,015)	0,488 ( $\pm$ 0,016)	0,008	0,002 **
Boreaaliset lajit	korjattu R <sup>2</sup>	0,156 ( $\pm$ 0,009)	0,161 ( $\pm$ 0,009)	0,005	< 0,001 ***
	AUC	0,808 ( $\pm$ 0,007)	0,812 ( $\pm$ 0,006)	0,004	< 0,001 ***
	TSS	0,496 ( $\pm$ 0,013)	0,498 ( $\pm$ 0,012)	0,002	0,074 -
Kaikki lajit	korjattu R <sup>2</sup>	0,162 ( $\pm$ 0,008)	0,167 ( $\pm$ 0,008)	0,005	< 0,001 ***
	AUC	0,808 ( $\pm$ 0,005)	0,812 ( $\pm$ 0,005)	0,004	< 0,001 ***
	TSS	0,492 ( $\pm$ 0,010)	0,496 ( $\pm$ 0,010)	0,004	0,005 **

\* p  $\leq$  0,05; \*\* p  $\leq$  0,01; \*\*\* p  $\leq$  0,001, - = ei tilastollisesti merkitsevä tekijä.

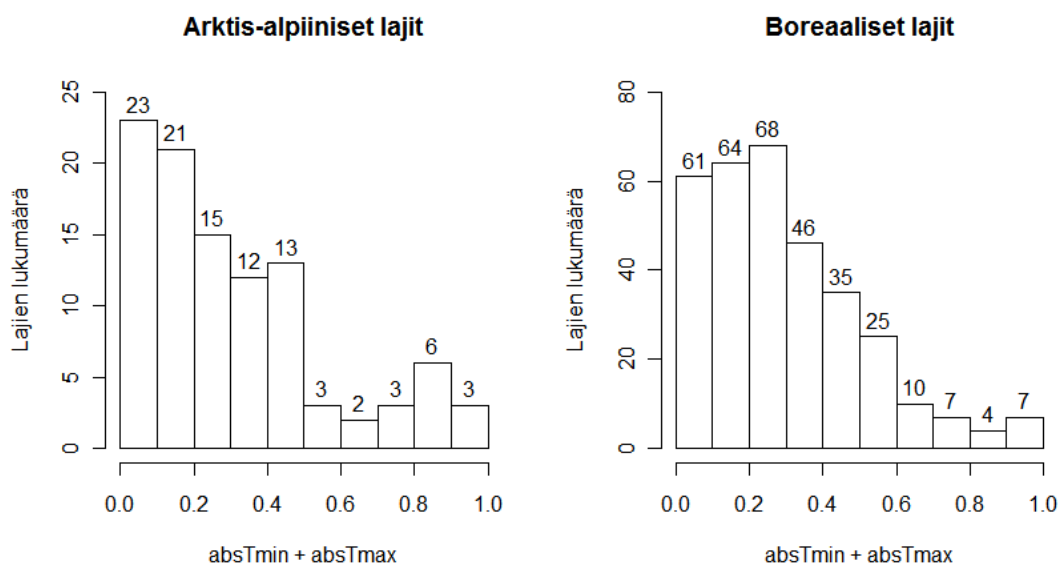
## LIITE 6.

Kasvilajien levinneisyyttä selittävien ilmastomuuttujien suhteellisten merkitysten (%) mediaaniarvot GBM-mallissa erikseen perus- ja täysmallissa sekä kaikilla lajeilla yhteensä. Kaikkien lajien ja boreaalisten lajien luvut muistuttavat hyvin paljon toisiaan, koska suurin osa (327/429 kpl) lajeista on boreaalisia. Luvut pohjautuvat kalibraatioaineistoon.

Ilmastomuuttuja	Arktis-alpiiniset		Boreaaliset		Kaikki lajit	
	Perusmalli	Täysmalli	Perusmalli	Täysmalli	Perusmalli	Täysmalli
Tmin	39,0	30,5	23,9	16,5	26,0	19,1
WAB	28,8	22,6	26,5	18,8	26,9	20,1
GDD	26,8	13,0	42,7	20,9	38,0	18,1
AbsTmin	-	14,5	-	13,3	-	13,5
AbsTmax	-	7,3	-	17,0	-	13,8

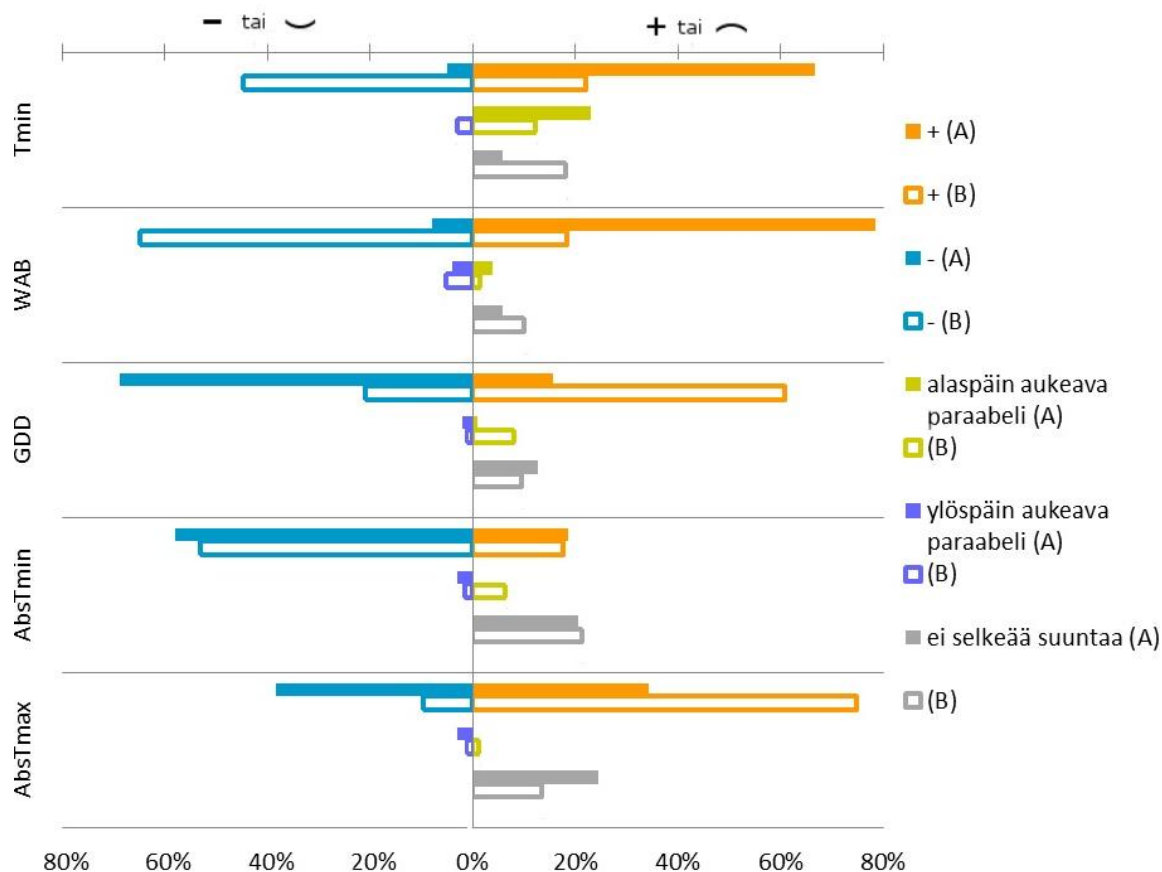
## LIITE 7.

Lämpötilääriarvojen yhteinen suhteellinen merkitys arktis-alpiinisten (n=102) ja boreaalisten (n=327) lajien levinneisyyttä selitettäessä GAM-mallissa.



## LIITE 8.

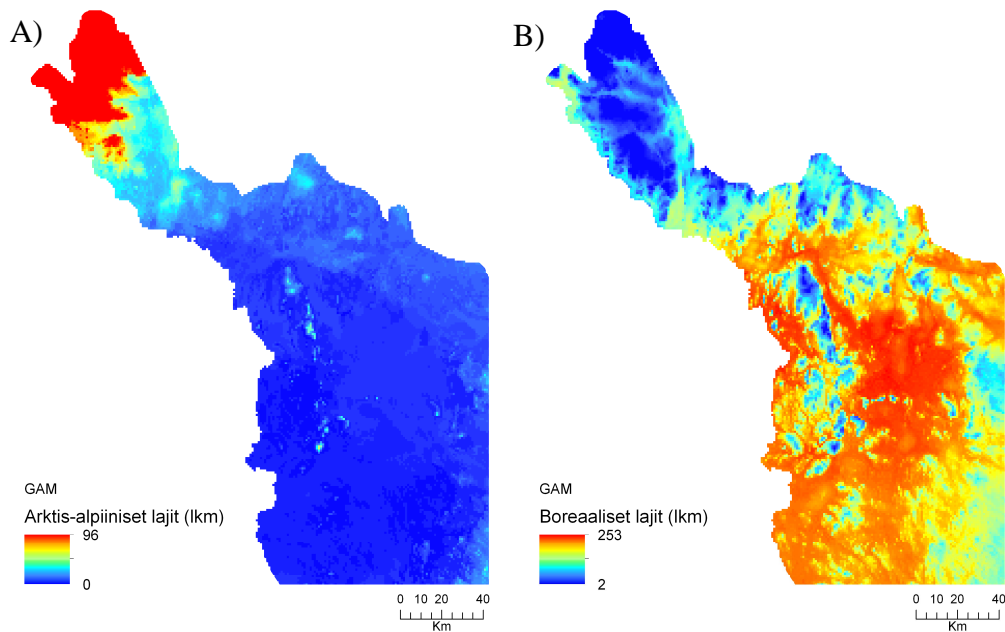
Lajien esiintymistodennäköisyyksien vasteiden muodot suhteessa ilmastomuuttujiin arktis-alpiinisilla (A) (n=102) ja boreaalisilla (B) (n=327) lajeilla. Palkin pituus ilmaantaa prosenttiosuutta lajeista, joilla on positiivinen (+), negatiivinen (-), ylös- tai alaspäin auki olevan paraabelin muotoinen vastekäyrä kunkin ilmastomuuttujan suhteen. Vaihtoehtoisesti vastekäyrällä ei välttämättä ole selkeää suuntaa ilmastomuuttujan suhteen. Vastekäyrien muoto pohjautuu GBM-mallin ennusteeseen ja vain täysmalliin.





## LIITE 9.

Arktis-alpiinisten (A) ja boreaalisten (B) lajien lajirunsauden jakautuminen tutkimusalueelle GAM-mallilla ennustettuna.



## LIITE 10.

Prevalenssin ja GAM-mallin ennustuskyvyn (AUC) suhde lajiryhmittäin perus- ja täysmallissa. A-luokka (siniset pisteet) kuvaa arktis-alpiinisia lajeja ja B-luokka (vihreät pisteet) boreaalisia lajeja. Trendikäyrät perustuvat selittävän muuttujan (prevalenssin) toisen asteen termiin. Yhtenäiset viivat kuvaavat täysmallia ja punaiset katkoviivat vastaavaa perusmallia. Kuvassa näkyvät havaintopisteet ovat täysmallin ennusteen mukaisia.

